PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

41. BAND, 1. HEFT

MIT 34 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 10. SEPTEMBER 1952)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1952

Planta (Berl.)

Preis DM 18.80

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer, Ltd., 41—45 Neal Street, London W. C. 2

41. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 1. Heft

Seite

HARDER, R. und A. OPPERMANN, Einfluß von 2,3,5-Trijodbenzoesäure auf die Blütenbildung und die vegetative Gestaltung von *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Mit 10 Textabbildungen 1

LINSER, H., Empfindlichkeitsunterschiede für Wuchsstoffe bei Koleoptilen und Primärblättern monocotyler, sowie bei Epi- und Hypocotylen dicotyler Pflanzen. Mit 7 Textabbildungen 25

LINSKENS, H. F., Über die Änderung der Benetzbarkeit von Blattoberflächen und deren Ursache. Mit 3 Textabbildungen 40

WINTER, E., Ascorbinsäure-Synthese in Gewebeschnitten. Mit 3 Textabbildungen 52

KAUSCH, W., Physiologische Wirkungen kleinster Saugkräfte. Mit 2 Textabbildungen 59

HUBER, B., Bemerkung zu vorstehender Mitteilung von W. KAUSCH . . . 64

DRAWERT, H., Kritische Untersuchungen zur gravimetrischen Bestimmung der Wasserpermeabilität. Ein Beitrag zum Einfluß der c_H auf die Wasseraufnahme und -abgabe. Mit 9 Textabbildungen 65

Planta, Bd. 41, S. 1—24 (1952).

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen.

EINFLUSS VON 2,3,5-TRIJODBENZOESÄURE AUF DIE BLÜTENBILDUNG UND DIE VEGETATIVE GESTALTUNG VON KALANCHOË BLOSSFELDIANA*.

Von

RICHARD HARDER und ADOLF OPPERMANN.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 14. März 1952.)

Bei den neueren Vorstellungen vom Zustandekommen des Blühens der Pflanzen spielt der Wuchsstoff eine wesentliche Rolle (CHOLODNY 1939, 1940, GREGORY 1948, RESENDE 1948, 1949, v. DENFFER 1950, LAIBACH und KRIBBEN 1950). Bei den meisten daraufhin untersuchten Arten wird die Blütenbildung durch künstliche Zufuhr von Wuchsstoff gehemmt (Lit. bei v. DENFFER 1950, LAIBACH und KRIBBEN 1950, CLAES 1952, SÖDING 1952). Zu diesen Objekten gehört auch *Kalanchoë Bloßfeldiana* (HARDER und VAN SENDEN 1949, VAN SENDEN 1951). Da Fälle bekannt sind, in denen gewisse chemische Verbindungen wie 2,3,5-Trijodbenzoesäure (TJBS) die Wuchsstoffwirkung auf die Pflanzen mindestens in höheren Konzentrationen hemmen oder aufheben (GALSTON 1947, THIMANN und BONNER 1948, DE WAARD und FLORSCHÜTZ 1948), so müßte es möglich sein, durch solche „Antiwuchsstoffe" bei geeigneten Objekten eine *Förderung der Blütenbildung* zu erzielen.

In der Literatur liegen auch schon Angaben über eine blühfördernde Wirkung der TJBS vor.

So wird nach ZIMMERMANN und HITCHCOCK (1942, 1949), DE WAARD und ROODENBURG (1948) und v. DENFFER (1950) bei der photoperiodisch unabhängigen Tomate die Blütenbildung stark durch TJBS gefördert. Auch an Lang- und Kurztagspflanzen hat man bei gleichzeitiger photoperiodischer Behandlung Vorverlegung des Blühzeitpunktes bzw. Vermehrung der Blüten in der für die Blütenbildung günstigen Tageslänge durch TJBS erhalten (GALSTON, 1947, bei Soja, BONNER und THURLOW 1949, bei *Xanthium*, ESTEVES-DE-SOUSA, 1950, bei *Kalanchoë rotundifolia*). In sehr seltenen Fällen fand die günstige Wirkung sogar in der für das Blühen ungünstigen Tageslänge statt, wie es BONNER (1949) bei der Kurztagspflanze *Xanthium canadense* in Form von blütenähnlichen Knospen im Langtag beobachtet hat[1]. Meistens war aber Versuchen, die Blütenbildung in der

* HANS FITTING zum 75. Geburtstag gewidmet.

[1] Vielleicht hat auch in den Versuchen von ESTEVES-DE-SOUSA (1950) mit *Kalanchoë rotundifolia* (Kurztagspflanze) eine schwache Förderung durch TJBS im Langtag stattgefunden. Bei einem am 9. 6., also in ausgesprochener Langtagsjahreszeit, in Lissabon angesetzten Versuch kamen nach der Tabelle auf S. 10 in natürlicher Tageslänge 85% der mit TJBS besprühten Pflanzen zum Blühen, von den nichtbehandelten Kontrollen keine. Diese Angaben decken sich allerdings

dafür ungünstigen Tageslänge durch TJBS zu fördern, kein Erfolg beschieden, oder der Effekt blieb sogar in der zusagenden Tageslänge aus (GALSTON, 1947, bei Soja, überwiegende Zahl der Versuche von ESTEVES-DE-SOUSA, 1950, bei *Kalanchoë rotundifolia*, v. DENFFER, 1950, bei 64 Arten außer Tomate, VAN ZEIST und KOEVOETS, 1951, bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*, CLAES, 1952, bei *Hyoscyamus niger*).

Außer ihrem Einfluß auf die Blütenbildung wirkt die TJBS auch auf den *Habitus der Pflanzen* ein (ESTEVES-DE-SOUSA 1950, VAN ZEIST und KOEVOETS 1951, VON DENFFER 1952, CLAES 1952).

Je nach Bedingungen und Konzentration kann es zu einer Förderung der Streckung der Sproßachse oder zu deren völligem Stillstand kommen. Besonders auffällig sind die sonderbaren becher- und tütenförmigen oder noch anders gestalteten Gebilde, zu denen die Blätter verwachsen, woran nach v. DENFFER (1952) meist der Blattgrund in charakteristischer Weise beteiligt ist. Auch Verwachsungen und Verbänderungen zwischen Haupt- und Seitensprossen können durch die TJBS hervorgerufen werden.

Wie der kurze Literaturüberblick zeigt, ist die Rolle der TJBS bei der Blütenbildung also noch widerspruchsvoll; auch über die graduelle Wirkung ihrer Konzentration sowie über die Bedeutung der photoperiodischen Verhältnisse bei den TJBS-bedingten morphologischen Veränderungen ist unser Wissen noch nicht abgeschlossen. Zweck der nachstehenden Untersuchungen war daher, zu prüfen, wie die Wirkung von TJBS verschiedener Konzentration und bei variierter Größe des Blühimpulses bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana* ist. Dieses Objekt reagiert auf Abstufungen des photoperiodischen Reizes in außerordentlich stark differenzierter Weise (HARDER 1946), so daß zu erwarten war, daß die fördernde oder hemmende TJBS-Wirkung bei dieser Pflanze ganz besonders deutlich zum Ausdruck kommen würde. Von Bedeutung schien dabei, wenigstens einen Teil der Versuche bei sehr schwachem Blühimpuls zu machen, weil zu erwarten war, daß die TJBS-Wirkung sich gerade unter diesen Verhältnissen wahrscheinlich besonders leicht durchsetzen würde.

A. Methodik.

Die Pflanzen standen einzeln in Töpfen in einem normal temperierten Gewächshaus im natürlichen Langtag bzw. im Winter im natürlichen Kurztag, dessen

nicht mit der Darstellung im Text, wo folgende Termine für das Öffnen der Blüten angegeben werden: Kurztagsbehandelte Pflanzen + TJBS öffneten ihre Blüten Ende Juli, Kurztagsbehandelte ohne TJBS Mitte August, Kontrollen im natürlichen Tag + TJBS Ende August, ohne TJBS Anfang September. Demnach scheint die Angabe über das Nichtblühen der Kontrollen in der Tabelle auf einem Druckfehler zu beruhen. Da keinerlei weitere Angaben gemacht werden (genaues Datum des Blühens usw.), ist eine nähere Feststellung nicht möglich. Eine leichte Förderung im Blühtermin durch TJBS im Langtag scheint ja aber auch nach dem Text vorgelegen zu haben. Bei den anderen Versuchen ESTEVES-DE-SOUSAS beschränkte sich die fördernde TJBS-Wirkung auf Pflanzen, die einen gleichzeitigen Blühimpuls durch Kurztag empfangen hatten.

Wirkung durch 1 Std nächtlicher Zusatzbeleuchtung aufgehoben wurde (HARDER und BODE 1943). Kurztag wurde im Sommer durch Überstülpen von Dunkelkästen erzeugt.

Die Versuchspflanzen waren bei Versuchsbeginn $^1/_2$ Jahr alt und hatten bei etwa 20 cm Höhe etwa 10 ausgewachsene Blattpaare. Alle Pflanzen einer Versuchsgruppe stammten immer von der gleichen Aussaat. Die Pflanzen wurden durch frühzeitiges Ausbrechen der Seitentriebe unverzweigt gehalten. Zum Versuch wurden außer den jüngsten Blättern nur die 5 obersten ausgewachsenen Blattpaare an den Pflanzen gelassen.

Die TJBS[1] wurde in Konzentrationen zwischen 1:5000 bis zu 1:1000000 mit einer Rekordspritze (Kanüle Nr. 18) in die Unterseite der Blätter in der Nähe der Blattbasis eingespritzt, was bei den ein wenig sukkulenten Blättern leicht gelang. Die Ausbreitung der Flüssigkeit in den Interzellularen war deutlich an der Änderung der Lichtbrechung des Blattes zu erkennen. Jedes Blatt erhielt 0,1 cm³ Lösung, die ganze Pflanze also je Spritzung 1 cm³. Je Versuch wurden 3 Einspritzungen in Abständen von 3 Tagen vorgenommen, so daß jede Pflanze also im ganzen 3 cm³ Lösung eingespritzt bekam. Allen anderen Methoden (Besprühen usw.) gegenüber hat die Injektion den großen Vorteil, daß man genau weiß, wieviel Lösung in das Innere der Pflanze hineingekommen ist.

Bei manchen Versuchen wurde den Pflanzen zur Kontrolle statt TJBS die gleiche Menge Aqua bidestillata eingespritzt. Da sich dabei aber keine Wirkung ergab, wurden solche Wasserkontrollen nicht immer durchgeführt. Nach der Injektion und eventuellen Kurztagsbehandlung standen die Pflanzen zur weiteren Beobachtung wieder im Langtag.

Jede Versuchsgruppe bestand aus 9—10, meistens aus 20 Pflanzen. Im ganzen wurden rund 1000 Pflanzen für die Untersuchungen verwendet.

B. Blütenbildung.

Versuch 1.

Fragestellung. Kann bei Pflanzen im Langtag Blütenbildung durch TJBS ausgelöst werden?

An je 10 Pflanzen (Aussaat vom 1. 12. 50, Höhe 15—17 cm) wurde am 3., 6. und 9. Versuchstag in die 10 belassenen ausgewachsenen Blätter TJBS-Lösung 1:5000 bzw. 1:10000 eingespritzt; 10 Kontrollen blieben unbehandelt. Alle Pflanzen standen ständig im Langtag. Versuchsbeginn 6. 8. 51.

Bis zum 10. 3. 52 traten nirgends Blüten auf, wohl aber reichlich habituelle Veränderungen (s. unten).

Ergebnis. Durch Einspritzen von TJBS in den Konzentrationen 1:5000 und 1:10000 ließ sich im Langtag keine Blütenbildung hervorrufen.

Versuch 2.

Fragestellung. Kann ein Blühimpuls, den die Pflanzen durch Kurztagsbehandlung erhalten haben, durch TJBS-Einspritzung verstärkt werden?

[1] Sie wurde freundlichst von Herrn Professor BROCKMANN (Chemisches Institut der Universität Göttingen) zur Verfügung gestellt.

Um den erwarteten fördernden Einfluß der TJBS möglichst deutlich zur Wirkung zu bringen, wurde dafür gesorgt, daß mindestens ein Teil der Blühimpulse nur gering war. Es wurden gegeben

1. 10-Stundentag während a) 6, b) 9 und c) 12 Tagen
2. 11- „ „ a) 9, b) 12 „ c) 15 „
3. $11^1/_2$- „ „ a) 12, b) 15 „ c) 18 „

Der $11^1/_2$-Stundentag liegt bereits sehr nahe an der kritischen Tageslänge: es war zu erwarten, daß er bei wenigen Zyklen nicht ausreichend sein würde, um Blütenbildung hervorzurufen. Deshalb wurde hier die Zyklenzahl gegenüber dem 10-Stundentag vordoppelt. Auch beim 11-Stundentag wurde die Zyklenzahl aus dem gleichen Gesichtspunkt schon etwas erhöht.

In die 10 ausgewachsenen Blätter jeder Pflanze wurde am 3., 6. und 9. Tag nach Versuchsbeginn TJBS 1:5000 und 1:10000 eingespritzt. Außerdem wurden in jeder der 9 Gruppen Kontrollen lediglich dem Kurztagsreiz ohne TJBS-Gabe ausgesetzt; bei den Gruppen 1a—c wurde dazu noch Pflanzen im Kurztag statt TJBS Wasser eingespritzt (Wasserkontrolle). Langtagskontrollen waren überflüssig, weil zur Genüge gesichert ist, daß *Kalanchoë Bloßfeldiana* im Langtag nicht blüht; im übrigen standen ja sämtliche Vorratspflanzen im Langtag und konnten als Kontrollen dienen.

Jede Gruppe bestand aus 9 Pflanzen = insgesamt 270 Pflanzen. Aussaat vom 1. 12. 50, Höhe der Pflanzen 15—17 cm, erster Versuchstag 6. 8. 51.

Die Infloreszenzanlagen erschienen bei den Kontrollen im allgemeinen nach rund 24 Tagen und entwickelten sich zu normal und reich blühenden Blütenständen weiter; nur bei Gruppe 1a mit dem schwächsten Blühimpuls wurden sie erst nach 27,0 $\pm$ 1,8 Tagen sichtbar und waren teilweise verlaubt.

Von einer Förderung der Blütenbildung, sei es im Zeitpunkt des makroskopischen Sichtbarwerdens der Infloreszenzanlagen und des Sichöffnens der ersten Blüte, sei es in der Zahl der Blüten oder im Grade der Verlaubung, war durch die TJBS-Einspritzung nirgends etwas zu sehen, auch nicht bei der Gruppe 1a. Im Gegenteil, überall traten durch die TJBS-Behandlung Hemmungen ein, wobei kein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Konzentrationen zu erkennen war. So waren z. B. die Mittelwerte für das Sichtbarwerden der Infloreszenzanlagen (Tage nach Versuchsbeginn) in der unbehandelten Kontrolle und bei TJBS-Behandlung mit 1:5000 und 1:10000 in den Gruppen 1b, 2b und 3b folgende: 23,8, 34,9 und 32,1 bzw. 23,9, 30,9 und 31,3 bzw. 24,0, 33,1 und 32,0. Die Infloreszenzen wurden durch die TJBS-Behandlung also 8 oder mehr Tage später sichtbar als in den Kontrollen. Bei dem schwächsten Blühimpuls (Gruppe 1a: 10 Std, 6 Tage) stieg diese Verzögerung sogar auf 17 Tage an; im Mittel betrug die Verzögerung 9,2 Tage.

Besonders deutlich kam die Beeinträchtigung auch in der Zahl der Blüten zum Ausdruck; sie betrug meistens bei den mit TJBS behandelten Pflanzen nur $^2/_3$ oder noch weniger als bei den Kontrollen.

Die 27 Kurztagspflanzen mit Wassereinspritzung zeigten keinen merklichen Unterschied in ihrem Verhalten gegenüber den Kurztagsexemplaren ohne Injektion. Die auftretenden Hemmungen waren also nicht auf die Einspritzung an sich, sondern auf die Trijodbenzoesäure zurückzuführen.

Ergebnis. Bei Pflanzen, die durch abgestufte Kurztagsbehandlung verschieden starken bis sehr schwachen Blühimpuls erhalten hatten, konnte durch dreimalige Einspritzung von 1 cm³ TJBS-Lösung in den Konzentrationen 1 : 5000 und 1 : 10000 keine Förderung in den Blüherscheinungen herbeigeführt werden, sondern in allen Fällen trat Hemmung ein.

Versuch 3.

Fragestellung. Nachdem Versuch 2 keine Förderung der Blütenbildung durch TJBS-Injektion ergeben hatte, wurde der Versuch noch einmal unter starker Verminderung der Konzentration der TJBS-Lösung wiederholt.

Die Konzentrationen 1 : 5000 und 1 : 10000 waren in den ersten beiden Versuchen gewählt worden, weil Esteves-de-Sousa mit ihnen die stärkste Wirkung — und zwar blühfördernde! — bei seinem Versuchsobjekt *Kalanchoë rotundifolia* erhalten hatte. Nach dem negativen Ausfall in unseren beiden ersten Versuchen war nun daran zu denken, daß unsere *Kalanchoë Bloßfeldiana* vielleicht besonders empfindlich gegen Schädigung durch hohe Konzentrationen von TJBS sein könnte; deshalb wurde die Konzentration im folgenden Versuch stufenweise bis auf 1 : 1000000 (1 mg/l) herabgesetzt.

Um eine Vorstellung zu bekommen, ob eine derartige Verdünnung überhaupt noch Antiauxinwirkung besitzt, wurde die Lösung im *Kressetest* geprüft: sie ergab auch noch in der Verdünnung 1 : 1000000 Wachstumshemmung, also Antiauxinwirkung.

Wegen der zum Teil sehr geringen Konzentration der TJBS wurden bei diesem Versuch in sämtlichen Gruppen auch wieder „Wasserkontrollen" durchgeführt. Außerdem wurden in den 3 Gruppen mit 12 Zyklen außer der Injektion in die Blätter bei anderen Exemplaren die ganzen Pflanzen während 9 Tagen täglich mit TJBS-Lösung 1 : 50000, 1 : 100000 und 1 : 1000000 *besprüht*, wobei auf jede Pflanze täglich etwa $^2/_3$ cm³ kamen.

Nachdem sich in Versuch 2 gezeigt hatte, daß alle photoperiodischen Behandlungen von 9 Tagen aufwärts zu normalen und blütenreichen Infloreszenzen führten, wurde nun, um den Blühimpuls bei einem Teil der Pflanzen noch weiter stark abzuschwächen, auch die Tageslänge von $11^1/_2$ Std (sie liegt der kritischen Tageslänge schon sehr nahe) nur in 6 Zyklen gegeben[1]; als stärkster Impuls kamen 10 Std während 12 Tagen zur Anwendung.

[1] Der Versuch begann am 26. 9. 51; infolge der geringeren Intensität des natürlichen Tageslichtes gegenüber dem am 6. 8. begonnenen ersten Versuch und einer gewissen Senkung der Temperatur im Gewächshaus (Harder, Bode und v. Witsch 1942), mußte damit gerechnet werden, daß der Blühimpuls im ganzen schwächer war als bei den ersten Versuchen.

Das verwendete Material stammte von einer späteren Aussaat als bei den ersten Versuchen, nämlich vom 16. 5. 51; es war erst 11—13 cm hoch. Wieder wurden den Pflanzen nur 5 Blattpaare belassen, zu denen aber diesmal auch noch nicht ausgewachsene gehörten; die kleinsten Blätter hatten eine Fläche von 2—3 cm^2 und waren gerade noch zur Injektion geeignet.

Der Versuch bestand aus 44 Gruppen mit — je nach Wichtigkeit — 10, 15 oder 20 Pflanzen; im ganzen kamen 695 Pflanzen zur Untersuchung.

Einige Ergebnisse des Versuchs sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Aus der untersten Querreihe (Wasserkontrolle) geht eindeutig hervor, daß der Blühimpuls am schwächsten bei 6 Zyklen des $11^1/_2$-Stundentages war (Nr. 35) und am stärksten, wenn der 10-Stundentag 12 Tage zur Wirkung kam (Nr. 7).

Das zeigte sich sowohl im *Zeitpunkt des Sichtbarwerdens der Infloreszenzen* (er sinkt in der Wasserkontrolle von 29,7 Tagen nach Versuchsbeginn bei Nr. 35 auf 19,5 Tage bei Nr. 7) wie an der *Blütenzahl*. Während bei dem starken Impuls (Nr. 7) im Mittel 227 Blüten je Pflanze gebildet wurden, waren es bei der schwächsten Exposition (Nr. 35) nur 1,8. Dabei handelt es sich im letzteren Falle ausnahmslos um kleine *Kelche ohne irgendwelchen makroskopisch erkennbaren Inhalt*, also ohne Kron-, Staub- und Fruchtblätter (mikroskopische Untersuchung fand nicht statt). Die Infloreszenz bestand bei etwa 50% der Pflanzen in Gruppe 35 aus nur einer einzigen dichasialen Gabelung, in deren Mitte die verkümmerte Blüte stand (vgl. z. B. HARDER 1946, Abb. 6). Die beiden Dichasialäste wuchsen zu normal beblätterten Sprossen aus. Bei einigen Exemplaren trat an einem oder an beiden Zweigen dann nochmals eine Gabelung auf, so daß hier der Platz für 1 oder 2 weitere Blüten war. Jedoch waren diese Blüten, d. h. Kelche, nicht immer vorhanden. Der Blühimpuls war also bei Gruppe 35 nur ganz außerordentlich gering.

Auch der Grad der *Verlaubung* spiegelte die Stärke des Blühimpulses sehr augenfällig wider. Bei der schwächsten photoperiodischen Reizung waren alle Blätter in der Infloreszenzregion sehr groß. Zur zahlenmäßigen Erfassung der Verlaubung wurde an jeder Pflanze die dem Augenschein nach größte verlaubte Braktee der Infloreszenz herausgesucht; ihre Länge und Breite wurde gemessen und daraus wurde der Mittelwert für die gesamte Gruppe gebildet. Dabei ergab sich für Nr. 35 ein Mittelwert von 3,49 × 2,09 cm (= 72,9 ± 4,8)[1]. In Gruppe 28 mit ebenfalls schwachem Blühimpuls war der mittlere Verlaubungsgrad nur 1,96 × 1,22 cm (= 24,0 ± 7,4) und bei Gruppe 21 nur noch 0,76 × 0,37 cm (= 2,7 ± 1,3); die übrigen Kontrollen hatten keine verlaubten Brakteen.

Verfolgt man die senkrechten Reihen der Tabelle von unten nach oben, also von der Wasserkontrolle über die schwachen zu den starken TJBS-Konzentrationen, so sieht man weder beim Termin des Sichtbarwerdens der Infloreszenzen noch bei der Anzahl der Blüten *irgendeinen fördernden Einfluß der TJBS-Behandlung*. In allen Gruppen wurden die Blütenstände bei den nichtbehandelten Pflanzen am frühesten sichtbar und überall war hier auch die Zahl der Blüten am größten. Auch bei der schwächsten TJBS-Konzentration (1:1000000, zweituntere Horizontalreihe) war keine Förderung vorhanden (Abb. 1). *Alle TJBS-Gaben hemmten also*, und zwar um so mehr, je höher die Konzentration

[1] Der relative Wert in der Klammer aus Länge mal Breite ist mit 10 multipliziert!

Tabelle 1. *Sichtbarwerden der Infloreszenzen (Tage nach Versuchsbeginn = Blühtermin), Blütenzahl und Brakteenverlaubung bei Injektion von TJBS verschiedener Konzentration und bei verschiedener photoperiodischer Behandlung. Versuch 3.*

Zyklenzahl:	12 Tage												6 Tage							
Tageslänge:	10 Std				11 Std				$11^1/_2$ Std				10 Std				$11^1/_2$ Std			
TJBS-Konzentration	Nr.	Blühtermin	Blütenzahl	Verlaubung	Nr.	Blühtermin	Blütenzahl	Verlaubung	Nr.	Blühtermin	Blütenzahl	Verlaubung[1]	Nr.	Blühtermin	Blütenzahl	Verlaubung[1]	Nr.	Blühtermin	Blütenzahl	Verlaubung[1]
1: 5000	1	32,3 ± 2,4	75 ± 13	—	8	35,2 ± 1,6	59 ± 8	—	15	über 40,1	2 ± 2	2,16 × 1,49 (31,1 ± 9,7)	22	über 39,5	0,38 ± 0,2	2,25 × 1,59 (35,8 ± 5,2)	29	über 60	—	?[2]
1: 10000	2	32,2 ± 2,7	72 ± 7	—	9	34,9 ± 1,6	87 ± 16	—	16	40,1 ± 1,3	34 ± 22	2,01 × 1,50 (30,2 ± 9,3)	23	39,5 ± 1,5	3,20 ± 2,6	2,84 × 1,63 (46,6 ± 5,5)	30	über 60	—	2,43 × 1,88 (45,7 ± 3,1)
1: 50000	3	26,9 ± 1,1	104 ± 12	—	10	28,7 ± 1,1	94 ± 11	—	17	38,6 ± 0,7	82 ± 20	1,67 × 1,14 (19,0 ± 6,6)	24	36,0 ± 0,9	14,6 ± 14	2,25 × 1,41 (36,0 ± 3,7)	31	47,1 ± 2,1	0,18	2,77 × 1,84 (50,9 ± 3,0)
1: 100000	4	24,0 ± 0,7	111 ± 14	—	11	26,8 ± 1,1	157 ± 17	—	18	34,3 ± 0,8	89 ± 19	1,40 × 0,84 (11,8 ± 3,7)	25	34,3 ± 1,0	11,5 ± 6,2	2,42 × 1,58 (38,2 ± 5,3)	32	40,2 ± 1,7	0,77	3,02 × 1,95 (58,9 ± 4,5)
1: 500000	5	23,3 ± 0,7	130 ± 12	—	12	24,3 ± 0,5	157 ± 15	—	19	28,0 ± 0,5	188 ± 12	0,66 × 0,24 (1,6 ± 0,2)	26	31,9 ± 1,5	35,2 ± 12,9	1,92 × 1,24 (23,7 ± 3,9)	33	38,4 ± 1,0	1,16	3,07 × 1,94 (59,6 ± 4,2)
1: 1000000	6	22,2 ± 0,6	151 ± 15	—	13	23,6 ± 0,8	181 ± 12	—	20	27,4 ± 0,5	158 ± 14	0,77 × 0,35 (2,7 ± 0,4)	27	29,8 ± 0,8	53,9 ± 19,2	1,65 × 1,02 (16,8 ± 4,9)	34	38,1 ± 1,1	1,07	3,23 × 2,00 (64,0 ± 5,5)
Wasser	7	19,5 ± 0,3	227 ± 15	—	14	24,1 ± 1,3	173 ± 30	—	21	25,7 ± 0,9	156 ± 15	0,76 × 0,37 (2,7 ± 1,3)	28	24,2 ± 1,0	38,7 ± 13,0	1,96 × 1,22 (24,0 ± 7,4)	35	29,7 ± 1,4	1,8	3,49 × 2,09 (72,9 ± 4,8)

[1] Die Zahlen in den Klammern sind mit 10 multipliziert.

[2] Zu Tüten oder Halbtüten verwachsen.

der Lösung war. Daß einige Zahlen aus der Reihe fallen, kann nichts gegen die allgemeine Regel besagen.

Abb. 2 zeigt auf einen Blick, daß bei den verschiedenen photoperiodischen Reizungen das Sichtbarwerden der Infloreszenzen um so

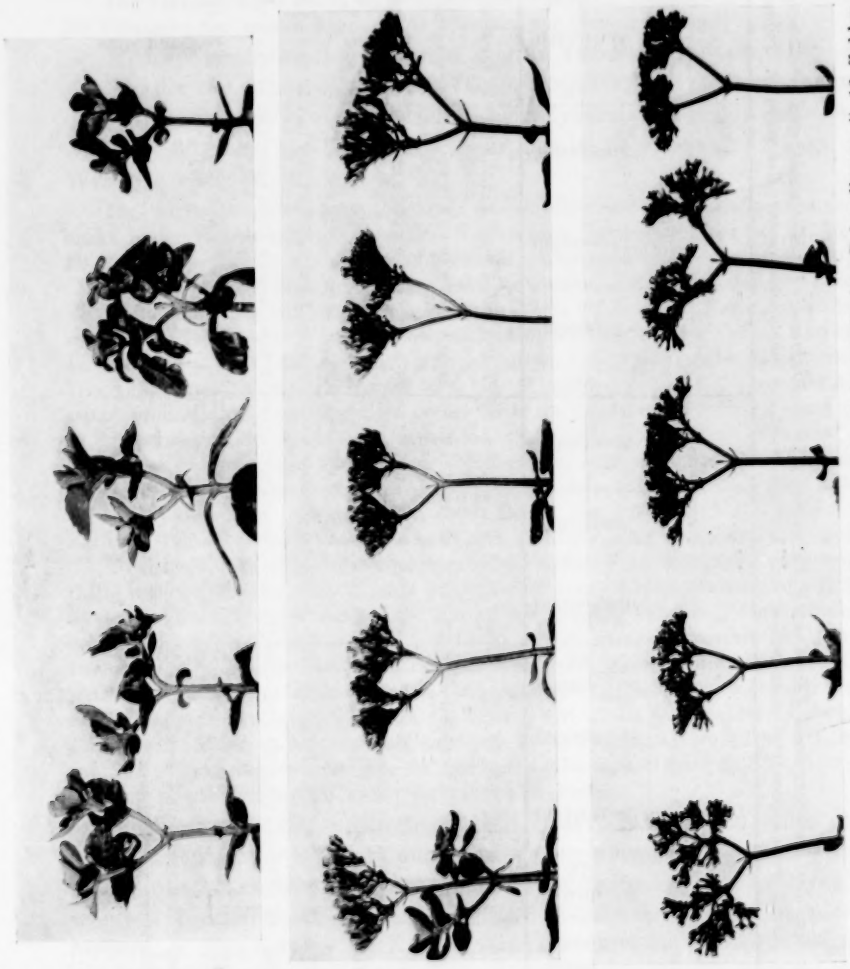

Abb. 1. Blütenbildung bei *Kalanchoë Blossfeldiana* nach photoperiodischer Behandlung mit 12 Zyklen zu 11½ Std und Injektion mit Trijodbenzoesäure. Trijodbenzoesäure-Konzentration obere Reihe 1:5000, mittlere 1:100 000, untere Wasserkontrolle. Versuchsbeginn 26. 9. 51, photographiert 10. 3. 52.

mehr hinausgeschoben war, je höhere TJBS-Konzentrationen injiziert worden waren.

Die hemmende TJBS-Wirkung auf die Blütenbildung ergab sich auch aus der *Zahl der vegetativ gebliebenen Pflanzen* bei der Gruppe mit der schwächsten photoperiodischen Reizung: bei Nr. 35 0, bei 34 1, bei 33 1, bei 32 10, bei 31 14 und bei 30 und 29 alle. Bei den Gruppen mit stärkerer

photoperiodischer Reizung war eine ähnliche Zunahme der vegetativen Tendenz mit zunehmender TJBS-Konzentration vorhanden: bei Nr. 28 betrug sie 0, bei 23 und 22 je 18.

Nicht so deutlich scheint auf den ersten Blick der *Grad der Verlaubung der Brakteen* für die Hemmwirkung durch die TJBS zu sprechen.

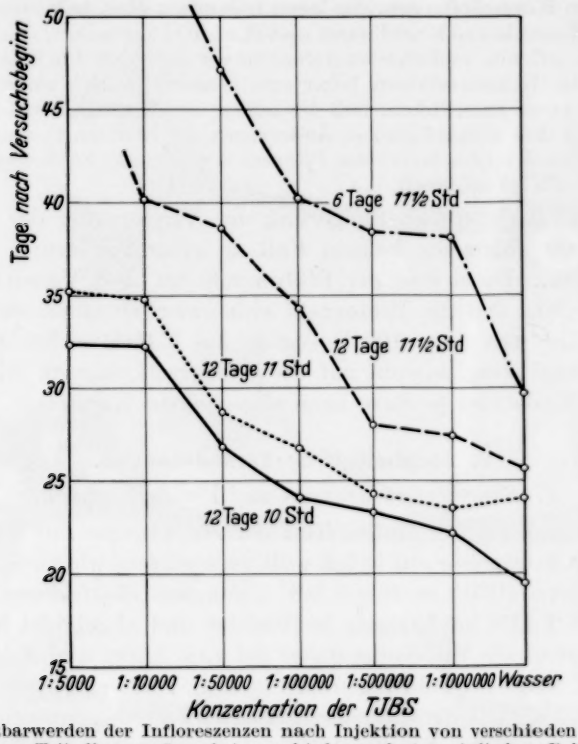

Abb. 2. Sichtbarwerden der Infloreszenzen nach Injektion von verschieden starken Konzentrationen von Trijodbenzoesäure bei verschiedener photoperiodischer Behandlung. Die Gruppe „10 Std während 6 Tagen" ist weggelassen (vgl. Fußnote S. 17).

In der Versuchsgruppe „$11^1/_2$ Std während 12 Tagen" (mittlere Gruppe der Tabelle 1) ist allerdings sehr eindeutig, daß die Verlaubung mit zunehmender Konzentration zugenommen hat (vom relativen Wert 2,7 auf 31,1), und auch in der Gruppe „10 Std während 6 Tagen" nahm sie zu; bei dem schwächsten Blühimpuls war dagegen keine Erhöhung, sondern eine Verminderung der Verlaubung mit zunehmender TJBS-Konzentration feststellbar. Letzteres liegt offenbar daran, daß bei dem außerordentlich geringen Blühimpuls die vegetative Tendenz relativ stark war und daher die wuchsstoffhemmende Wirkung der TJBS hier eine Abnahme der vegetativen Entwicklung und damit Verminderung der Verlaubung herbeiführte. Wenn sonst auch die Abnahme der Verlaubung als ein Zeichen erhöhter reproduktiver Tendenz aufgefaßt werden muß, ist sie hier also die einfache Folge allgemeiner Wachstumshemmung durch die TJBS. Auch bei allen anderen Versuchen machte sich der Wuchsstoffantagonismus der TJBS in einer Verminderung der Höhe der Pflanzen geltend.

Die *Sprühversuche*, die nur mit den Konzentrationen 1:50000, 1:100000 und 1:1000000 ausgeführt worden waren, ergaben eine weit geringere Wirkung der TJBS als die Injektionsversuche.

Sowohl das Sichtbarwerden der Infloreszenzen wie die Zahl der Blüten waren bei allen Sprühversuchen, ungefähr gleich und zwar sowohl unter sich wie im Vergleich mit den Kontrollpflanzen. Sie lagen teils etwas über, teils etwas unter den Werten der Wasserkontrolle und waren statistisch nicht gesichert. Wahrscheinlich hätten bei der offenbar schlechteren Aufnahme der Lösungen durch die Oberfläche der Blätter die Konzentrationen höher sein müssen, um sich eindeutig auf die Blüherscheinungen auszuwirken. Daß die Lösung nicht gänzlich wirkungslos war, ergibt sich aus den morphologischen Änderungen der Pflanzen (s. unten). Jedenfalls ließ sich *auch bei den besprühten Pflanzen nirgends eine Förderung der Blütenbildung durch TJBS* erkennen.

Ergebnis. Auch starke Steigerung der Verdünnung der TJBS bis zu 1:1000000 führte in keinem Fall zu einer Förderung der Blüherscheinungen. Dabei war der Blühimpuls bei dem Versuch so stark variiert worden, daß die Blütenzahl sich zwischen einer oder wenigen je Pflanze bis weit über 100 bewegte. Die TJBS wirkte immer nur hemmend, und zwar sowohl auf die Blüherscheinungen wie auf das vegetative Wachstum (s. dazu auch das nächste Kapitel).

C. Morphologische Veränderungen.

1. Stengelverwachsungen und Verbänderungen.

Nicht selten war der untere Teil der Hauptachse mit den unteren Teilen der Seitensprosse ein Stück weit verwachsen, wie auch VAN ZEIST und KOEVOETS (1951) es schon bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* nach Besprühen mit TJBS im Langtag beobachtet und abgebildet haben. Im Extrem führten die Verbänderungen bei VAN ZEIST und KOEVOETS zu sonderbaren kopfigen Bildungen des ganzen Verzweigungssystems. So weitgehende Fasziationen haben wir nicht erhalten, vermutlich weil die von uns angewendeten Konzentrationen geringer waren (bei VAN ZEIST und KOEVOETS bis 200 mg/l (konzentrierte Lösung). Bei den Verwachsungen in unseren Versuchen waren entweder beide Seitensprosse gut entwickelt (Abb. 3 links), zuweilen verkümmerte aber auch einer von ihnen (Abb. 3 Mitte) oder sogar beide (Abb. 3 rechts). In vielen Fällen war von den Seitensprossen nichts mehr als höchstens ein farbloses Höckerchen zu erkennen, der Hauptsproß war dabei aber deutlich abgeflacht. Auch oberhalb der Abzweigungsstelle der Seitensprosse war der Mittelsproß meist noch abgeflacht, wenn auch in geringerem Grade. Bei relativ starkem Blühimpuls konnten sich am Gipfel der abgeflachten Triebe normale oder gestauchte und mehr oder weniger miteinander verwachsene Blütenstände entwickeln (Abb. 4). Auch bei so starker Schwächung des Blühimpulses, daß sich nur noch sehr wenige oder überhaupt keine Blüten mehr bildeten, kamen Abflachungen vor.

Dabei waren die Seitensprosse oft sehr viel stärker als der Hauptsproß entwickelt. Es sah dann so aus, als wenn die fest mit ihm verbänderten Seitensprosse den Hauptsproß zusammenquetschten; in einem bestimmten Fall waren die Seitensprosse jeder 4, der Hauptsproß 2 mm dick. Die

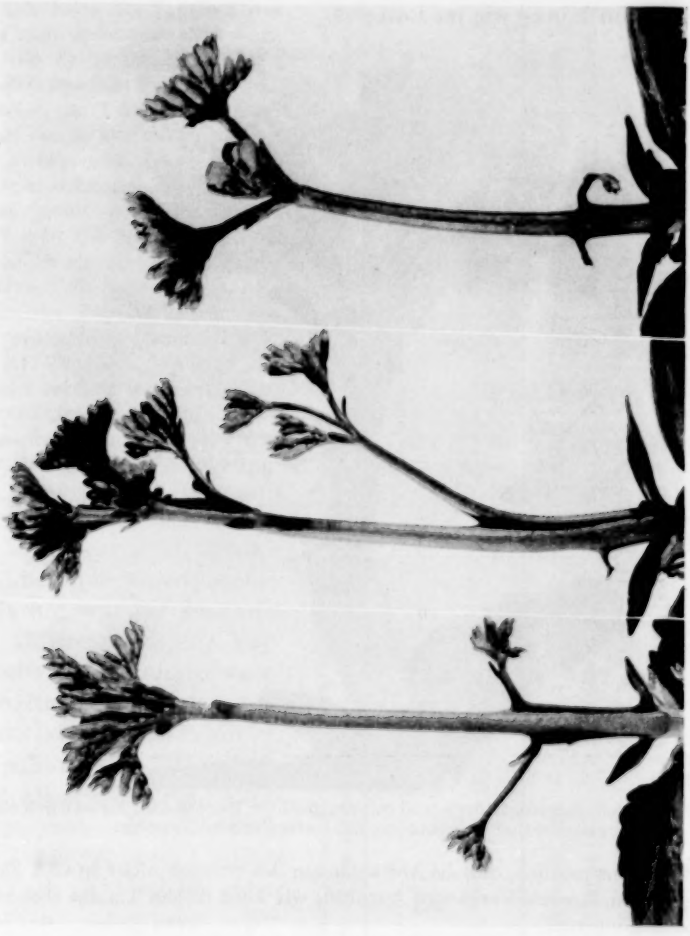

Abb. 3. Verwachsungen zwischen Hauptsproß und Seitensprossen und Verkümmerung der Seitensprosse durch Trijodbenzoesäure.

Verwachsung zwischen Haupt- und Seitensprossen erstreckte sich meistens auf 1 cm oder etwas mehr, konnte aber auch bis $2^1/_2$ cm lang werden. Im Querschnitt konnte man bei solchen Fasziationen im Oberteil 3 selbständige Leitbündelkreise nebeneinander erkennen, im unteren Teil waren sie zu einem einzigen flachgedrückten Kreis verschmolzen. Die freien Enden der beblätterten Seitensprosse pflegten im allgemeinen nicht mehr abgeflacht zu sein.

Stengelabflachungen und Verwachsungen ließen sich ein wenig schon durch sehr schwache photoperiodische Reizung hervorrufen (wir haben sie auch früher schon erhalten und auch abgebildet, ohne sie jedoch besonders zu beachten; vgl. z. B. Abb. 5 und Abb. 7 bei HARDER 1946), viel stärker kamen sie aber durch TJBS zustande, und zwar sowohl im Kurz- wie im Langtag.

Abb. 4. Stark verbänderter Blütenstand mit abgeflachter Hauptachse. Er ist durch eine schlauchartige Verwachsung der Blätter durchgebrochen.

Es scheint uns möglich, daß die Abflachungen des Stengels nicht in allen Fällen auf den gleichen inneren Vorgängen beruhen; wir sind diesem Punkt aber nicht näher nachgegangen.

Zur zahlenmäßigen Ermittlung der Stengelabflachung wurden an der Stelle jeder Pflanze, wo diese Erscheinung am stärksten war, der größte Stengeldurchmesser (a) und auf der gleichen Höhe der senkrecht darauf stehende Durchmesser (b) ermittelt[1]. Für jede Gruppe

[1] Die Messung geschah mit einem sehr fein arbeitenden Instrument, der sog. „Meßuhr" der Firma Karl Mahr, Eßlingen a. Neckar, die eine Meßgenauigkeit von mehr als $^1/_{100}$ mm hat; das Instrument ist eigentlich für Messungen an Metallen bestimmt und wurde von uns deshalb für die weichen Pflanzenstengel ein wenig umgebaut.

wurde der Mittelwert für a und b und sodann die Differenz und das Verhältnis von a und b gebildet.

Liest man zunächst die unterste Reihe der Tabelle 2 von links nach rechts, so sieht man, daß die Stengel mit Abnahme des Blühimpulses (vgl. die Blühangaben in Tabelle 1) etwas dicker und die Differenz zwischen dem größten und dem senkrecht auf ihm stehenden Durchmesser etwas größer wurde (a—b bei Nr. 7 0,06, bei Nr. 6 0,53 mm); vor allem nimmt aber auch das relative Verhältnis a:b zu. Es ist in der Tabelle immer mit 100 multipliziert (bei Nr. 7 102, bei Nr. 37 113). Während die Stengel bei dem stärksten Blühimpuls also fast genau rund waren, zeigten sie beim schwächsten eine deutliche Abflachung; die Zwischenwerte fügen sich gut abgestuft ein.

Noch wesentlich stärker als bei photoperiodischer Änderung war die Zunahme der Differenz wie die Verschiebung des Durchmesserverhältnisses bei den mit JTBS behandelten Pflanzen. Die schwächsten TJBS-Konzentrationen waren allerdings noch ohne Einfluß, bei 1:100000 und 1:50000 war die Abflachung aber deutlich ausgeprägt (im Extrem stieg der Mittelwert des Verhältnisses a:b×100 bei 1:50000 auf 153 und bei 1:10000 wurde sogar 193 erreicht).

Bei 1:10000 und 1:5000 gingen die Werte teilweise wieder zurück. Das liegt jedoch

Tabelle 2. *Stengelabflachung unter der Wirkung verschiedener Konzentrationen von TJBS bei verschiedener photoperiodischer Behandlung. a größter Stengeldurchmesser, b senkrecht auf ihm stehender Durchmesser in Millimetern. Versuch 3.*

Zyklenzahl:		12 Tage										6 Tage									
Tageslänge:		10 Std				11 Std				11½ Std			10 Std				11½ Std				
TJBS-Konzentration	Nr.	a	b	a—b	a:b×100	Nr.	a	b	a—b	a:b×100	Nr.	a	b	a—b	a:b×100	Nr.	a	b	a—b	a:b×100	
1: 5000	1	3,24	2,58	0,66	126	8	2,98	2,42	0,56	123	15	4,61	3,50	1,11	123	22	4,94	3,24	1,70	153	29	—	—	—	—
1: 10000	2	2,78	2,37	0,41	118	9	3,59	2,73	0,86	131	16	4,68	3,26	1,42	140	3	4,59	3,46	1,13	153	30	6,61	3,43	3,18	193
1: 50000	3	3,40	2,76	0,64	123	10	3,60	2,56	1,04	141	17	5,39	3,26	2,13	153	24	4,57	3,38	1,19	135	31	5,04	3,60	1,14	140
1: 100000	4	3,40	2,76	0,64	123	11	3,91	2,85	1,06	138	18	3,76	3,39	0,37	111	25	4,06	3,44	0,62	118	32	4,84	3,59	1,25	135
1: 500000	5	2,91	2,77	0,14	106	12	2,90	2,79	0,11	104	19	3,18	3,01	0,17	106	26	3,49	3,18	0,31	110	33	3,91	3,37	0,54	135
1:1000000	6	3,00	2,91	0,09	103	13	2,94	2,85	0,09	103	20	3,33	3,12	0,21	107	27	3,23	2,91	0,32	111	34	3,97	3,44	0,53	113
Wasser	7	3,14	3,08	0,06	102	14	3,09	3,01	0,08	103	21	3,15	2,94	0,21	107	28	3,82	3,55	0,27	108	35	4,10	3,57	0,53	113

nur daran, daß bei der Langsamkeit der Entwicklung als Folge der hohen TJBS-Konzentration die Infloreszenzen sich im Zeitpunkt der Messung noch nicht bis zu derjenigen Größe entwickelt hatten, bei der die Erscheinung erst richtig zur Entfaltung kommt.

Die Werte in Tabelle 2 sind, wie gesagt, Mittelwerte aus den 10–20 Versuchspflanzen der betreffenden Gruppen. Im einzelnen waren die Werte noch viel größer; sie stiegen bis 308 an.

Ergebnis. Am regelmäßigsten, d. h. im Querschnitt rund, waren die Stengel bei starkem Blühimpuls gestaltet. Bei geringen photoperiodischen Reizen kam es zu schwachen Abflachungen des Stengels am Gipfel der Pflanzen, die sich steigerten, wenn den Blättern der Pflanzen TJBS injiziert worden war. Die Abflachung nahm eindeutig mit der Konzentration der TJBS zu und war daher am stärksten bei hoher TJBS-Konzentration und schwachem Blühimpuls.

Mit der Veränderung des Stengelquerschnitts traten gleichsinnig Verwachsungen der Seitensprosse mit dem Hauptsproß auf.

2. *Blattabnormitäten.*

Auch an den Blättern traten sehr starke Mißbildungen unter der TJBS-Wirkung auf. Sie sind in neuester Zeit unabhängig voneinander von ESTEVES-DE-SOUSA (1950), VAN ZEIST und KOEVOETS (1951) und v. DENFFER (1952) für *Kalanchoë*arten und andere Pflanzen beschrieben und abgebildet worden.

Die klein bleibenden Spreiten der gegenständigen Blätter wuchsen mit ihren Rändern entweder einseitig oder auf beiden Seiten miteinander zusammen, so daß aus zwei erwachsenen „Doppelblättern" eine einheitliche meist nahtlose Fläche von schüssel-, becher- oder tütenförmiger Gestalt entstand (Abb. 5 und 6). Die Hemmung in der Entwicklung der Oberblätter konnte so weit gehen, daß sich das Wachstum fast oder gänzlich auf die beiden Unterblätter beschränkte (vgl. v. DENFFER 1951), die dann eine Röhre bildeten, an deren oberen Rande höchstens eine schwache Krause als Rest der Oberblätter (Abb. 7) zu sehen war, oder die ganz glatt endigte. Im Extrem war dabei die zu erwartende Öffnung an der Spitze auch nicht mehr vorhanden, sondern das Gebilde war rings geschlossen. Am Grunde aller dieser verschiedenen Mißbildungen befand sich stets ein Vegetationskegel, der sich aber in den meisten Fällen wenigstens zunächst *nicht* streckte. Dagegen fand Wachstum des Gewebes in der Querrichtung statt, so daß ringwulstartige bis kropfartige Auftreibungen kurz unter dem Ende der Mißbildungen auftraten (Abb. 5, 6 und 7). Später trieben die Vegetationskegel dann aber meistens aus. Soweit es sich dabei um völlig geschlossene Mißbildungen handelte, wurde dabei das Gewebe an der Spitze oder seitlich gesprengt (Abb. 7). Die durchtreibenden Sprosse waren manchmal

normal, trugen meistens aber ebenfalls Blattmißbildungen, wenn auch im allgemeinen in schwächerem Maße (s. unten). Je nach Intensität des Blühimpulses waren die durchtreibenden Sprosse vegetativ (Abb. 9 und 10) oder entwickelten Blüten (Abb. 4).

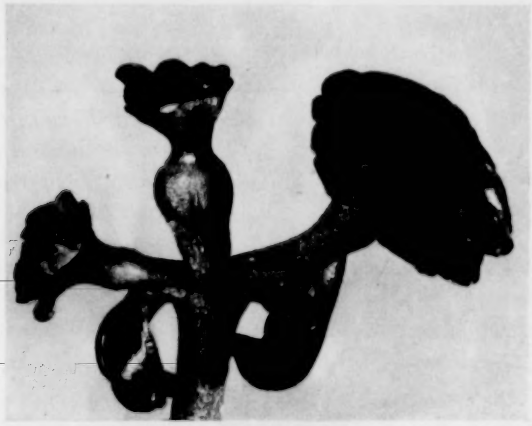

Abb. 5. Hauptsproß und oberste 2 Seitensprosse mit schüsselförmigen Blattverwachsungen. Behandlung mit Trijodbenzoesäure 1:5000 im Langtag. Photographiert 6 Monate nach der Injektion (Versuchsbeginn 6. 8. 51).

Abb. 6. Sproßende becherförmig gestaltet durch Trijodbenzoesäure 1:100000 bei 6 11½stündigen Zyklen. Versuchsbeginn 26. 9. 51, photographiert 20. 2. 52.

Natürlich konnten sich die Mißbildungen nicht an den alten, mit TJBS injizierten Blättern entwickeln, sondern nur an jungen wachsenden Sproßenden, und da wir unsere Pflanzen ja künstlich durch Ausbrechen der Seitenknospen unverzweigt gehalten hatten, so konnten sie also nur am Ende der Hauptachse oder an Seitenzweigen in der Gipfelregion auftreten; sie konnten also je Pflanze nicht sehr reichlich sein.

Um die *Abhängigkeit des Auftretens der Mißbildungen* von der Größe des Blühimpulses und der Konzentration der TJBS darzulegen, ist in Tabelle 3 zusammengestellt, wieviel Prozent der Pflanzen der einzelnen Gruppen Abnormitäten enthielten, und zwar sind dabei sowohl Blatt-

Abb. 7. Sproßgipfel in ein kropfig-keuliges Hohlgebilde verwandelt. Aus seinem Innern entwickelte sich später eine Infloreszenz, wozu das Gebilde rechts oben bereits aufzureißen beginnt. Trijodbenzoesäure 1:5000 bei photoperiodischer Behandlung mit 12 10stündigen Zyklen. Versuchsbeginn 26. 9. 51, photographiert im Januar 1952.

Tabelle 3. *Prozentsatz der Pflanzen mit Abnormitäten (einschließlich Verbänderung und abnormer Blattstellung) bei den einzelnen Gruppen nach Injektion von TJBS verschiedener Konzentration und bei verschiedener photoperiodischer Behandlung.*

Konzentration der TJBS	12 Tage			6 Tage	
	10 Std	11 Std	11½ Std	10 Std	11½ Std
1: 5000	90	100	100	100	100
1: 10000	88	100	100	100	100
1: 50000	95	85	100	78	100
1: 100000	78	80	59	50	95
1: 500000	10	0	0	22	26
1:1000000	0	0	0	0	0
Wasser	0	0	0	0	0

mißbildungen und abnorme Blattstellungen wie auch die oben erörterten Stengelabflachungen berücksichtigt; Verlaubung der Brakteen und Reduktion der Blüten zu Kelchen sind dagegen nicht mit dazu gerechnet, da sie regelmäßig bei jedem photoperiodischen Versuch mit *Kalanchoë Bloßfeldiana* bei schwachem Blühimpuls auftreten. Die Tabelle zeigt, daß die Mißbildungen am häufigsten bei den schwächsten Blühimpulsen und gleichzeitig stärksten TJBS-Konzentrationen waren. Bei

der Verdünnung 1:100000 war sie schon deutlich vermindert, bei 1:500000 kaum mehr und bei 1:1000000 überhaupt nicht mehr vorhanden.

Um die Blattmißbildungen *genauer zahlenmäßig* zu erfassen (die Stengelabflachungen blieben bei dieser Aufstellung unberücksichtigt), wurde ihre Anzahl an jeder Pflanze gezählt, einerlei, ob sie durchwachsen waren oder nicht. Manche Pflanzen wiesen überhaupt keine Blattabnormitäten auf, bei anderen waren es mehrere; die Höchstzahl betrug 7 (an einer der Pflanzen der Gruppe 31). Aus den Zählungen an den Einzelpflanzen wurde der Mittelwert je Gruppe gebildet und in Abb. 8 dargestellt. Wieder ergibt sich, daß um so mehr Blattabnormitäten auftraten, je höher die TJBS-Konzentration und je schwächer der photoperiodische Reiz war[1].

Wie nicht anders zu erwarten, war auch das *Ausmaß* der Reduktion der Blätter um so stärker, je höher die TJBS-Konzentration war. Bei niedrigen TJBS-Konzentrationen waren die Mißbildungen daher mehr oder weniger schüsselförmig (Abb. 5 und 6), bei den hohen schlauchähnlicher (Abb. 7, Tabelle 4). Die Verhältnisse werden übrigens dadurch

Tabelle 4. *Prozentualer Anteil der kropfigen Keulen [s. Abb. 7 und 9 (Mitte)] und Schüsseln [s. Abb. 5, 6 und 9 (Seitentriebe)] an der Gesamtzahl der Blattabnormitäten bei Injektion mit verschiedenen TJBS-Konzentrationen und verschiedener photoperiodischer Behandlung.*

Zyklenzahl:	12 Tage						6 Tage			
Tageslänge:	10 Std		11 Std		$11^1/_2$ Std		10 Std		$11^1/_2$ Std	
Konzentration der TJBS	kropfige Keulen	Schüsseln	kropfige Keulen	Schüsseln	kropfige Keulen	Schüsseln	kropfige Keulen	Schüsseln	kropfige Keulen	Schüsseln
1: 5000	84	16	69	31	40	60	28	72	33	67
1: 50000	90	10	44	56	15	85	19	81	21	79
1: 100000	0	0	0	100	0	100	0	100	10	90
1: 500000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
1:1000000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

[1] Etwas aus der Reihe fallen die Werte bei den 6 10stündigen Zyklen. Sie sind alle etwas zu niedrig. Das liegt daran, daß der Blühimpuls von 6 10-Stundentagen nicht *zwischen* dem von 12 $11^1/_2$-Stundentagen und 6 $11^1/_2$-Stundentagen liegt, sondern sehr nahe an dem von 12 $11^1/_2$-Stundentagen, vielleicht sogar etwas stärker ist als dieser. Die sämtlichen Werte der 6 10stündigen Zyklen sind daher in Abb. 2 und 8 nicht eingezeichnet. Das konnte auch ohne weiteres geschehen, da es bei uns ja letzten Endes auf die Wirkung der verschiedenen TJBS-Konzentrationen ankommt und die verschiedenen photoperiodischen Reizungen ja nur den Zweck hatten, zu zeigen, daß die TJBS-Wirkung in ihren Abstufungen bei den verschiedensten Graden der photoperiodischen Reizung gänzlich gleichsinnig verläuft. Die Frage, ob 12 Zyklen zu $11^1/_2$ Std oder 6 Zyklen zu 10 Std photoperiodisch wirksamer sind, ist in diesem Zusammenhang dagegen ohne Interesse.

verwickelt, daß im allgemeinen nur bei Pflanzen, die infolge starken Blühimpulses später eine Infloreszenz entwickeln werden, das Oberblatt völlig reduziert war (Abb. 7); bei den anderen war, soweit wir es prüfen konnten, immer noch ein mehr oder weniger schüsselförmiger Rest der Oberblätter vorhanden; auch das spiegelt sich in Tabelle 4 deutlich wider.

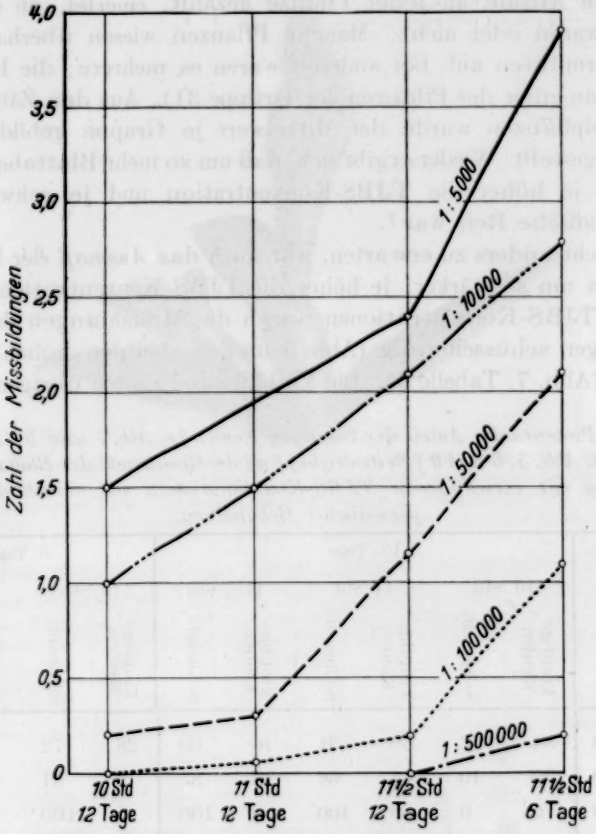

Abb. 8. Zahl der Mißbildungen nach Injektion von verschieden starken Konzentrationen von Trijodbenzoesäure bei verschiedener photoperiodischer Behandlung. Versuchsbeginn 26. 9. 51, Zählung 25. 2. 52.

Mit zunehmender Zeit seit der Einspritzung der TJBS und mit zunehmender Entfernung von den injizierten Blättern ging die Zahl der Mißbildungen stark zurück. Das zeigt sehr schön Abb. 10, die von einer Pflanze stammt, die im August 1951 3 Einspritzungen von TJBS 1:5000 erhalten hatte; die Pflanze stand dauernd im Langtag, erhielt also keinen Blühimpuls. Anfang Dezember hatte ihr Endvegetationspunkt sich zu einem kropfigen Gebilde mit schmaler Halskrause entwickelt (Abb. 9), und die beiden Achseltriebe des obersten kleinen Blatt-

paares hatten Schüsseln gebildet. Die Hemmung am Haupttrieb war also wesentlich stärker als an den beiden Seitentrieben. Außerdem hatten auch die beiden obersten, schon zur Zeit der Injektion vorhandenen Laubblätter Achselsprosse ausgebildet, die ebenfalls gehemmt waren und ihr Wachstum nach Bildung einer Schüssel eingestellt hatten. Im März 1952 waren die beiden Triebe aus den Achseln der injizierten Blätter noch immer nicht weitergewachsen, und auch das kropfig-keulige Gebilde war noch unverändert (Abb. 10), während die beiden oberen Achseltriebe weitergewachsen waren. Die Schüssel auf

Abb. 9.

Abb. 10.

Abb. 9. Die Pflanze wurde im August im Langtag mit Trijodbenzoesäure 1:5000 injiziert; photographiert im Dezember.

Abb. 10. Die gleiche Pflanze wie in Abb. 9. Zustand Anfang März 1952. Die beiden oberen seitenständigen Schüsseln sind jetzt von Sprossen durchwachsen; rechter Sproß mit zunächst wechselständiger, dann quirlförmiger (3 Blätter am Knoten), schließlich dekussierter Blattstellung.

der rechten Sproßseite hatte aus ihrem Zentrum einen langen Sproß entwickelt, der in seinem Unterteil wechselständige, gegen die Spitze zu aber quirlständige Blätter trug, wobei aber zunächst noch nicht 2, sondern 3 Blätter am Knoten entsprangen; erst im jüngsten Teil war die normale dekussierte Blattstellung wieder erreicht. Solche Abnormitäten in der Blattstellung traten unter der TJBS-Wirkung sehr häufig auf. Am linken Seitensproß war der aus der Schüssel hervorgegangene Sproß normal beblättert.

Da, wie oben gesagt, um so mehr Blattabnormitäten auftraten, je schwächer der photoperiodische Reiz war, so müßte die Zahl der Mißbildungen demnach im Langtag noch stärker sein als im Kurztag. Das war auch der Fall, wenn es auch zunächst so scheint, als wenn dem nicht so wäre. Die Pflanzen wurden durch Ausbrechen der Achselknospen ja unverzweigt gehalten, sie hatten im Langtag daher

nur eine einfache Achse. Im Kurztag setzte durch den Blühimpuls aber mit der Bildung des Dichasiums sofort eine Gabelung ein, zu der später dann meist noch weitere hinzukamen. Dadurch war aber die Möglichkeit für die Bildung von Abnormitäten im Kurztag wesentlich größer als im Langtag. Trotzdem hatte *jede* der 20 Pflanzen des Versuchs 1 Mitte Februar 1952 *mindestens* 3 schüsselförmige oder andere Blattbildungsabweichungen, manche hatten auch 4 oder 5. Im Hinblick auf das Fehlen der Verzweigungen bei den Langtagspflanzen bedeutet das aber eine relativ größere Zahl von Mißbildungen als bei den photoperiodisch Behandelten.

Auch an den *Blüten* kam es unter der TJBS-Wirkung zu Abnormitäten, und zwar konnte besonders bei den Kron- und Staubblättern sowohl eine Vermehrung der Glieder im Kreise wie auch eine Verminderung auftreten.

Ergebnis. Die durch Blattverwachsungen entstehenden schüsselförmigen und ähnlich gestalteten Mißbildungen nahmen mit vermindertem Blühimpuls und vor allem mit steigender TJBS-Konzentration zu.

D. Besprechung.

Als es bei jungen Tomatenpflanzen gelungen war, sie durch Besprühen mit Trijodbenzoesäure in sehr jugendlichen Stadien zur Blütenbildung zu bringen, haben DE WAARD und ROODENBURG (1948) die Ansicht geäußert, "that this chemical has the property of starting the process of flowerformation." Andere haben diese zentrale Bedeutung der TJBS dahin eingeschränkt, daß TJBS nicht selbst ein Blühhormon sei, sondern als Wuchsstoffantagonist die blühhemmende Wirkung der Auxine aufhöbe und auf diese Weise das Blühen fördere (GALSTON 1947, VAN ZEIST und KOEVOETS 1951). Die beiden holländischen Autoren sind zu ihrem Ergebnis durch Untersuchungen an *Kalanchoë Bloßfeldiana* gekommen, also dem gleichen Objekt, mit dem auch wir unsere Versuche gemacht haben. Sie erhielten im Langtag keine Blühförderung durch TJBS. Kurztagsversuche haben sie zwar nicht gemacht, nach ihrer Deutung sollte man aber im Kurztag bei dem dann ja vorhandenen Blühimpuls eine Begünstigung der Blütenbildung durch TJBS erwarten.

In unseren oben geschilderten Versuchen war davon aber nichts zu bemerken. Dabei haben wir sowohl die TJBS-Konzentration weiter variiert, als es bei irgendeiner der bisherigen Untersuchungen der Fall gewesen ist (zwischen 1:5000 und 1:1000000)[1], wie auch den Blühimpuls in reichlichstem Maße abgestuft (und zwar so, daß die Pflanzen entweder völlig vegetativ blieben oder eine einzige verkümmerte bis zu mehreren 100 normalen Blüten hatten) und beide Faktoren in dreißigfacher Weise miteinander kombiniert.

Bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* tritt also weder im Langtag noch im Kurztag Blühförderung nach Behandlung mit TJBS auf.

[1] Die starken Variationen in der Konzentration waren auch deshalb nötig, weil nach THIMANN und BONNER (1947) die TJBS die wachstumsfördernde Wirkung von Heteroauxin nur in höheren Konzentrationen hemmt, in schwachen aber fördert.

Der Grund dafür kann nicht darin liegen, daß die TJBS sich etwa bei unserem Versuchsobjekt nicht als Antagonist des Wuchsstoffs erwiesen hätte: Das Wachstum von *Kalanchoë Bloßfeldiana* wurde besonders durch die höheren Konzentrationen der TJBS durchaus, in vielen Fällen sogar bis zum vorübergehenden oder sogar dauernden völligen Stillstand des Zuwachses am Hauptvegetationspunkt gehemmt.

Wenn trotzdem niemals eine Steigerung des Blüheffektes — sei es im Zeitpunkt des Sichtbarwerdens der Infloreszenzen oder in der Zahl der Blüten — auftrat, so ergibt sich daraus, *daß für Kalanchoë Bloßfeldiana die* Gregory/v. Denffersche (1950) *Vorstellung vom Zustandekommen des Blühens nicht zutreffen kann.* Danach sollen ja die Pflanzen nur deshalb nicht ständig blühen, weil sie durch Wuchsstoff daran gehindert werden. Wenn nun aber durch Anwendung des Wuchsstoffantagonisten TJBS bei eindeutiger Hemmung des vegetativen Wachstums niemals eine günstige Wirkung auf das Blühen zu beobachten war, so muß man daraus folgern, *daß außer der Beseitigung der hemmenden Wirkung des Wuchsstoffes zum Zustandekommen des Blühens bei Kalanchoë Bloßfeldiana offenbar noch irgend etwas anderes erforderlich ist.* Dieses unbekannte Etwas war zweifellos in der überwiegenden Zahl unserer Pflanzen vorhanden, denn die allermeisten Pflanzen bildeten ja Blüten. Durch die Gegenwart von TJBS wurde das Blühen aber ausnahmslos geschmälert, folglich muß dieses für das Blühen unerläßliche, meist als „Blühhormon" bezeichnete Prinzip durch die TJBS irgendwie beeinträchtigt worden sein.

Hätten wir nur hohe Konzentrationen von TJBS verwendet, so könnte man uns entgegenhalten, daß dabei die Antiwuchsstoffwirkung so groß gewesen sei, daß dadurch gleichzeitig die Blütenbildung — trotz ihrer Befreiung von dem hindernden Wuchsstoff — unterdrückt worden sei. Bei der außerordentlich hohen Verdünnung, mit der wir teilweise gearbeitet haben, kann davon aber keine Rede mehr sein, zumal Galston (1947) angibt, daß er bei 4 verschiedenen Arten der Anwendung der TJBS (Einbringen von Kristallen in den Boden, Gießen des Bodens mit Lösungen, Besprühen der Blätter und Injektion in die Blätter) bei Soja immer Erfolg gehabt hätte. Die TJBS kommt also durchaus nicht nur in einer ganz bestimmten, vielleicht nur durch Zufall zutreffenden Konzentration zur Wirkung. Unsere Verdünnung 1:1000000 war schon so wenig wirksam, daß sie keine Blattmißbildungen mehr hervorrief; andererseits zeigte sie im Kressetest aber noch wuchsstoffantagonistische Eigenschaften.

Jedenfalls kommt man bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* nicht mit der einfachen Blühhemmtheorie (v. Denffer 1950) aus[1] und auch die

[1] Wir meinen, daß auch schon gewisse frühere Versuche zum gleichen Schluß führen. Wenn z. B. an Langtagsexemplaren von *Kalanchoë Bloßfeldiana* durch Einführen von einzelnen Blättern in Kurztagssäckchen die Blütenbildung ausgelöst wird (Harder 1946), so kann das doch wohl nicht gut auf einer Verminderung der Wuchsstoffmenge beruhen, denn dann müßte ja Abschneiden der Blätter erst recht zur Blütenbildung führen, was aber bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* durchaus nicht der Fall ist.

RESENDEsche Vorstellung (1948, 1949) von der maßgeblichen Bedeutung des Auxin-Antiauxinspiegels führt hier nicht zum Ziel.

Wir kommen also hinsichtlich unserer Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana* zum gleichen Ergebnis wie CLAES (1952) in einer vor wenigen Wochen erschienenen Arbeit bei der Langtagspflanze *Hyoscyamus niger*. Unsere Versuche gehen dabei insofern noch über die CLAESschen hinaus, als wir die Reaktion in beiden photoperiodischen Möglichkeiten untersucht haben, während CLAES nur in der für das Blühen ungünstigen Tageslänge gearbeitet hat. Allerdings hat sie ihre Versuche bei einer Lichtstundenzahl gemacht, die so nahe an der kritischen Tageslänge ihres Versuchsobjektes liegt, daß nur äußerst geringe Wahrscheinlichkeit dafür vorhanden ist, daß Wiederholung der Versuche bei etwas verlängerter Lichtstundenzahl zu besseren Erfolgen mit TJBS führen würde.

Auf Grund der CLAESschen Ergebnisse könnte man vielleicht meinen, daß nur bei gewissen *Langtags*pflanzen die Verhältnisse Abweichungen von den bisherigen Vorstellungen über die Bedeutung der Wuchs- und Antiwuchsstoffe für das Blühen beständen, daß aber bei den Kurztagspflanzen entsprechend den Beobachtungen von GALSTON (1947) an Soja und ESTEVES-DE-SOUSA (1950) an *Kalanchoë rotundifolia* die alten Anschauungen über die TJBS-Rolle allgemein auch weiterhin Gültigkeit behielten. Unsere Versuche haben aber gezeigt, daß auch die Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana* dem üblichen Schema nicht entspricht.

Wenn so die CLAESschen Versuche an *Hyoscyamus niger* und unsere eigenen an *Kalanchoë Bloßfeldiana* zu dem gleichen Ergebnis hinsichtlich der Rolle der TJBS geführt haben, so darf man daraus noch nicht folgern, daß sich die Verhältnisse beim Zustandekommen des Blühens bei den beiden Objekten völlig deckten (abgesehen natürlich von der Bedeutung der Tageslänge). Hinsichtlich des Wuchsstoffes reagieren sie nämlich durchaus verschieden: Bei *Hyoscyamus niger* läßt sich die Blütenbildung durch β-Indolylessigsäure weder fördern noch hemmen, während bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* dadurch eine ausgesprochene Hemmwirkung zustande kommt (HARDER und VAN SENDEN 1950, VAN SENDEN 1951).

Natürlich haben unsere Versuche zunächst nur für *Kalanchoë Bloßfeldiana* Gültigkeit. Schon bei der nahe verwandten *Kalanchoë rotundifolia* scheinen die Verhältnisse ganz anders zu liegen; denn ESTESVES-DE-SOUSA gibt bei ihr Förderung des Blühens durch TJBS an. Wir halten daher auch die schon in der Literatur geäußerte Ansicht, daß BONNER (1949) sich vielleicht getäuscht haben könnte, als er die unter TJBS-Wirkung in „verkehrter" Tageslänge bei *Xanthium canadense* aufgetretenen "flower-like buds" (deren Weiterentwicklung zu Blüten er aber nicht verfolgt hat!) als einen Beweis für die blühfördernde Wirkung der TJBS auch unter photoperiodisch ungünstigen Bedingungen auffaßte, für nicht sehr wahrscheinlich. Wir neigen mehr zu dem von

Söding (1952) in seinem Wuchsstoffbuch wiederholt betonten Standpunkt, daß man sehr vorsichtig mit Verallgemeinerungen sein muß. Offenbar verhalten sich die einzelnen Arten ganz verschieden.

Wir sind daher auch nicht etwa der Meinung, daß die in unseren Versuchen wie auch in denen anderer Autoren (van Zeist und Koevoets 1951, v. Denffer 1952) reichlich aufgetretenen morphologischen Abnormitäten als eine spezifische Reaktion auf TJBS anzusehen seien. Verbänderungen und Blattmißbildungen haben Laibach und Mai (1936) auch schon mit Heteroauxin erhalten, also durch einen genau gegenteilig wie TJBS wirkenden Stoff. Das Zustandekommen von Mißbildungen scheint also durch verschiedenartige Störungen im Wuchsstoffspiegel zustande kommen zu können, womit wir zu dem gleichen Ergebnis kommen wie seinerzeit schon Laibach und Mai[1].

Zusammenfassung.

In die Blätter von *Kalanchoë Bloßfeldiana* wurde bei variierter photoperiodischer Behandlung 2,3,5-Trijodbenzoesäure in verschiedenen Verdünnungen (1:5000—1:1000000) eingespritzt.

Weder im Langtag noch im Kurztag konnte dadurch eine Förderung des Blühens erreicht werden, sondern in allen Fällen trat Blühhemmung ein. Die Hemmung war um so stärker, je höher die TJBS-Konzentration war.

Auch das vegetative Wachstum wurde mit zunehmender TJBS-Konzentration gehemmt.

Außerdem bewirkte die TJBS Verwachsungen zwischen Haupt- und Nebenstengeln, sowie sonderbare Mißbildungen an den sich neu bildenden Blättern: becher- bis tütenförmige Verwachsungen und fast oder völlig geschlossene kropfartig-keulenförmige Hohlgebilde am Sproßende. Sie gingen entweder in dieser Form schließlich zugrunde oder wurden — was häufiger eintrat — von einem neuen Sproß durchwachsen. Dieser Sproß konnte wieder ebenso starke Mißbildungen haben, oder er trug — meistens — weniger extreme Abnormitäten. Oft hatte er auch normale Blätter, die aber nicht paarweise gegenständig, sondern wechselständig oder zu dreien quirlständig waren.

Die Mißbildungen waren um so stärker, je höher die Konzentration der injizierten TJBS-Lösung war; mit zunehmender Entfernung von der Injektionsstelle und mit zunehmender Zeit seit der Einspritzung nahmen sie ab.

Aus den Beobachtungen beim Blühen wird Stellung zur Blühhemmtheorie genommen.

[1] Anmerkung vor dem Umbruch: Nach Erledigung der Korrektur ist eine Arbeit von Ursula Wenck „Die Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Blattform" erschienen (Z. Bot. **40**, 33); sie konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

Literatur.

Bonner, J.: Further experiments on flowering in Xanthium. Bot. Gaz. **110**, 625 (1949). — Bonner, J., and J. Thurlow: Inhibition of photoperiodic induction in Xanthium by applied auxin. Bot. Gaz. **110**, 613 (1949). — Cholodny, N. G.: Zit. nach v. Denffer 1950. — Claes, Hedwig: Die Wirkung von β-Indolylessigsäure und 2,3,5-Trijodbenzoesäure auf die Blütenbildung von *Hyoscyamus niger*. Z. Naturforschg **7b**, 50 (1952). — Denffer, D. v.: Blühhormon oder Blühhemmung? Naturwiss. **37**, 296 (1950); Durch die Behandlung mit 2,3,5-Trijodbenzoesäure hervorgerufene Gamophyllien. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 269 (1952). — Denffer, D. v., u. H. Gründler: Über wuchsstoffinduzierte Blühhemmung bei Langtagspflanzen. Biol. Zbl. **69**, 272 (1950). — Esteves-de-Sousa, A.: The action of synthetic auxin and synthetic antiauxin in the flowering of *Kalanchoë rotundifolia*. Portugal.Acta Biol., Sér. A **3**, 91 (1950). — Galston, A. W.: The effect of 2,3,5-triiodobenzoic acid on the growth and flowering of soybeans. Amer. J. Bot. **34**, 356 (1947). — Gregory, F. G.: The control of flowering in plants. Symposia Soc. Exp. Biol. **2**, 75 (1948). — Harder, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildung bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 3 (1946). — Harder, R., u. O. Bode: Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **33**, 469 (1943). — Harder, R., O. Bode u. H. v. Witsch: Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbildung, Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Flora (Jena) N. F. **36**, 85 (1942). — Harder, R., u. H. van Senden: Antagonistische Wirkung von Wuchsstoff und Blühhormon. Naturwiss. **36**, 348 (1949). — Laibach, F., u. G. Mai: Über die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen. Roux' Arch. **134**, 200 (1936). — Laibach, F., u. F. J. Kribben: Die Bedeutung der Wuchsstoffe für die Bildung und Geschlechtsbestimmung der Blüten. Naturwiss. **36**, 348 (1949). — Resende, F.: Succulentas Africanas X. Auxin and the floral inhibition. Portugal. Acta Biol., Sér. A **2**, 25 (1948); Auxin and antiauxin, the hormones responsible for the change of the vegetative into the floral phenotypes. Bol. Soc. portug. Cic. nat. **17**, 174 (1949). — Senden, H. van: Untersuchungen über den Einfluß von Heteroauxin und anderen Faktoren auf die Blütenbildung bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Biol. Zbl. **70**, 537 (1951). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Thimann, K. V., and W. D. Bonner jr.: The action of triiodobenzoic acid on growth. Plant Physiol. **23**, 158 (1948). — Waard, J. de, u. P. H. Florschütz: On the interaction of 2,3,5-triiodobenzoic acid and indole-3-acetic acid in growth processes. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam **51**, 1317 (1948). — Waard, J. de, u. J. W. M. Roodenburg: Premature flowerbud initiation in tomato seedlings caused by 2,3,5-triiodobenzoic acid. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam **51**, 249 (1948). — Zeist, W. van, u. Th. C. M. Koevoets: *Kalanchoë Bloßfeldiana* treated with 2,3,5-triiodobenzoic-acid (TIBA). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam **54**, 127 (1951). — Zimmermann, P. W., and A. E. Hitchcock: Triiodobenzoic acid influences flower formation in tomatoes. Contr. Boyce Thompson Inst. **15**, 353 (1949).

Planta, Bd. 41, S. 25—39 (1952).

Aus dem Biologischen Laboratorium der Österreichischen Stickstoffwerke Aktiengesellschaft, Linz (Leiter: Priv.-Doz. Dr. Hans Linser).

EMPFINDLICHKEITSUNTERSCHIEDE FÜR WUCHSSTOFFE BEI KOLEOPTILEN UND PRIMÄRBLÄTTERN MONOCOTYLER, SOWIE BEI EPI- UND HYPOCOTYLEN DICOTYLER PFLANZEN.

Von

Hans Linser.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Februar 1952.)

Seit der Entdeckung der pflanzlichen Streckungswuchsstoffe wurde als markantestes Testobjekt immer wieder die *Avena*-Koleoptile herangezogen. Nun handelt es sich aber gerade bei dieser um ein sehr spezialisiertes Organ mit eng begrenzter Funktion und Lebensdauer, so daß seine Empfindlichkeit für verschiedene Wuchsstoffmengen nicht einfach als Beispiel für die Wuchsstoffempfindlichkeit pflanzlicher Organe im allgemeinen betrachtet werden darf. Daß beispielsweise die Epi- bzw. Hypocotyle von *Cephalaria* bzw. von *Agrostemma githago* für Indol-3-essigsäure weitaus empfindlicher sind als die *Avena*- Koleoptile, ist durch die Untersuchungen von Söding (1936) und Borriss (1943) bekannt, und man weiß seit langer Zeit, daß die Wurzeln durch Wuchsstoffmengen, welche die *Avena*-Koleoptile bzw. oberirdische Pflanzenorgane noch fördernd beeinflussen, bereits gehemmt und nur durch noch kleinere Wuchsstoffmengen gefördert werden (vgl. den Kressewurzeltest, Moewus 1948). In diesem Zusammenhang war es interessant, die Empfindlichkeit der Koleoptilen mit jener der Primärblätter der gleichen Pflanze zu vergleichen, für welche ja eine gewisse Gegensätzlichkeit des Verhaltens im Hinblick auf jahresperiodische Wachstumsschwankungen festzustellen war (Linser 1950). Ferner zeigen bei der „hormonalen Unkrautbekämpfung" mit Wuchsstoffen nicht nur die monocotylen Nutzpflanzen eine geringere Empfindlichkeit als die meisten dicotylen Pflanzen (vgl. dazu Linser 1951), sondern auch die verschiedenen dicotylen Pflanzenarten unterschieden sich dabei wesentlich voneinander. Diese Unterschiede beruhen sicherlich zum Teil auf verschieden großer Benetzbarkeit der Blattoberflächen und Stärke bzw. Durchlässigkeit der Kutikula verschiedener Pflanzenarten, auf Verschiedenheiten im Öffnungs- und Schließungsrhythmus der Spaltöffnungen, in Blattfläche und morphologischer Blattgestaltung bzw. Blattstellung. Es ist jedoch zu erwarten, daß mindestens ein Teil der in der Praxis beobachteten Empfindlichkeitsunterschiede auf Ungleichheit der Reaktionsfähigkeit der Protoplasmen

der einzelnen Pflanzenarten zurückzuführen ist. Beim Auftragen von Lanolinpasten auf die Oberflächen von Pflanzenteilen schaltet man die morphologischen und die Benetzbarkeitsunterschiede weitgehend aus, so daß außer der verschiedenen Empfindlichkeit der Protoplasmen nur jene der kutikulären Durchlässigkeit noch eine Rolle spielen können. Es war daher auch von diesem Gesichtspunkt interessant, die Empfindlichkeitsunterschiede monocotyler und dicotyler Pflanzen bei Anwendung der Pastenmethode (LINSER 1938) kennenzulernen.

In Anbetracht des bei der vorliegenden Methode bedeutenden Arbeitsaufwandes sollten zunächst nur einige typische Vertreter der in Frage kommenden Pflanzengruppen geprüft werden. Als monocotyle, bei der hormonalen Unkrautbekämpfung resistente Kulturpflanzen wurden zunächst neben Hafer auch Weizen, Gerste, Roggen, sowie Mais herangezogen, während als bei der hormonalen Unkrautbekämpfung besonders empfindliche Pflanzen Raps, Gurken, Sonnenblumen und Kresse ausgewählt wurden.

1. Methodik.

Die zur Anwendung gelangende Lanolinpastenmethode wurde im Hinblick auf quantitative Anwendung bei Hafer bereits früher ausführlich geschildert (LINSER 1938). Bei ihrer Übertragung auf andere Pflanzenarten wurde in prinzipiell gleicher Weise vorgegangen wie bei Hafer, indem beispielsweise bei Weizen, Roggen oder Gerste 16—20 mm große Koleoptilen einseitig (über einem der beiden Gefäßbündel) von der Spitze abwärts mit einem 1 cm langen Streifen von Lanolinpaste versehen und nach 24 Std Versuchsdauer zwecks Messung und Auswertung im Schattenbildverfahren abgebildet wurden[1]. Längen- wie Winkelmessungen erfolgten am — bei kleineren Pflanzen vergrößerten — Schattenbild. Bei dicotylen Pflanzen wurde die Paste auf die Hypocotyle entsprechend großer Keimlinge ebenfalls einseitig aufgetragen, wobei darauf geachtet wurde, daß der Querschnitt des Pastenstreifens zum Querschnitt des Hypocotyls in etwa dem gleichen Verhältnis stand, in welchem der Querschnitt des Pastenstreifens zum Querschnitt der Haferkoleoptile zu stehen pflegt. Bei den untersuchten monocotylen Pflanzen wurden die Koleoptilen bei einem Teil der Versuche nicht dekapitiert, so daß die Keimpflänzchen intakt mit den Pasten behandelt wurden; bei einem anderen Teil der Versuche wurden jedoch die Koleoptilen dekapitiert, wobei ein 10 mm langes Spitzenstück der Koleoptile entfernt wurde, ohne das Primärblatt zu verletzen. Neben den Koleoptilen bzw. Koleoptilstumpflängen wurden auch die Primärblattlängen gemessen. Als deren Länge bei Versuchsbeginn wurde bei dekapitierten Pflänzchen die gemessene, bei intakten Pflänzchen aber die Koleoptillänge zugrunde gelegt. Bei den dicotylen Versuchspflanzen wurden ebenfalls die Pasten bei einem Teil der Versuche auf die intakten Pflänzchen aufgetragen, und zwar direkt unterhalb der Cotyledonen, bei Erbsenepicotylen jedoch direkt unterhalb des Blattsprosses. Bei einem anderen Teil der Versuche wurden die Pflänzchen jedoch dekapitiert, wobei die Hypocotyle direkt unterhalb der Cotyledonen abgeschnitten wurden; bloß bei Erbsen wurde der Schnitt direkt unterhalb des Blattsprosses durch das Epicotyl geführt. Die verwendeten Keimlinge waren in allen Fällen im Dunkeln herangezogen und in

[1] Die Durchführung der Testversuche erfolgte durch Frau L. HALLER und Frl. H. REPP.

etioliertem Zustande. (Nur während der Quellung standen die Samen unter Lichteinfluß.) Ein Teil der mit intakten Pflänzchen ausgeführten Versuche wurde, um eine genauere Messung zu ermöglichen, so durchgeführt, daß an den intakten Pflänzchen basal und apikal (in meist 15 mm Entfernung voneinander) Tuschemarken angebracht wurden. Nach der 24stündigen Versuchsdauer wurden die Pflänzchen dann an den durch die Tuschemarken gekennzeichneten Stellen abgeschnitten und im Schattenbildverfahren abgebildet. Hierbei wurde an der Basis der untere, an der Spitze jedoch der oberste Rand der Tuschemarken eingehalten. Die Längenmessung erfolgte wie üblich nach dem Prägeradverfahren. Die während der Versuchsdauer erfolgten Zuwächse wurden im Protokoll für jede einzelne Pflanze festgehalten und im Durchschnitt der für jede Einzelbestimmung jeweils angesetzten 25—30 Versuchspflänzchen sowohl in Millimetern als auch in Z-% (Prozenten des gleichzeitigen Zuwachswertes der unbehandelten Pflänzchen) ausgedrückt. Die Indolessigsäure (I-3-E) sowohl als auch die 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure wurden als freie Säuren verwendet und vor Zugabe des Wassers in reinem Wollfett angerührt.

2. Vergleich der Empfindlichkeit verschiedener Getreidesorten für Indol-3-essigsäure.

Da aus zahlreichen Versuchen längst bekannt ist, daß die Empfindlichkeit des Hafers gegenüber Wuchsstoffen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist (vgl. LINSER 1950), wurden die Versuche, welche einen Überblick über die Empfindlichkeit der 4 Hauptgetreidearten Weizen, Gerste, Roggen und Hafer auf vergleichender Basis ermöglichen sollten, zu verschiedenen Jahreszeiten wiederholt ausgeführt. Die Koleoptilen blieben bei diesen, alle 4 Monate insgesamt 4mal wiederholten Versuchsserien intakt und wurden mit Lanolinpasten behandelt, welche Indol-3-essigsäure in Konzentrationen von 10^{0} bis 10^{-4}% enthielten.

Zunächst gibt Tabelle 1 einen Überblick über die normalen Wachstumsverhältnisse der verschiedenen Getreidesorten zu verschiedenen Jahreszeiten, wobei zu bemerken ist, daß alle Versuche, von der Quellung der Samen bis zum Versuchsende (Herstellung des Schattenbildes) in einem temperaturkonstanten Kellerraum unter stets gleichbleibenden Verhältnissen angestellt wurden. Es ergab sich, daß bei Verwendung von jeweils 18 ± 2 mm langen Koleoptilen während der 24stündigen Versuchsdauer die größten Zuwächse bei Gerste und bei Weizen vorlagen, während bei Hafer die geringsten Zuwachswerte (in Millimetern) erzielt wurden. In der gleichen Zeit zeigten die Primärblätter bei Gerste und bei Hafer mindestens gleich große oder größere Zuwachswerte (in Millimetern) als die Koleoptilen, bei Weizen aber durchwegs kleinere, bei Roggen, mit Ausnahme des Versuches vom Juni ebenfalls kleinere. Die Wahrscheinlichkeit des Durchstoßenwerdens der Koleoptilen durch die Primärblätter während der Versuchsdauer ist daher bei Hafer und bei Gerste größer als beim Weizen bzw. Roggen.

Über die verschiedene Empfindlichkeit der Koleoptilen der genannten Getreidearten gegenüber Indol-3-essigsäure gibt nun Tabelle 2 Auskunft.

Erwartungsgemäß zeigten die zu verschiedenen Jahreszeiten erhaltenen Werte bedeutende Unterschiede. Da es hier jedoch auf die Gewinnung eines allgemeinen Urteiles über ein durchschnittliches Empfindlichkeitsverhalten der Getreidearten ankommt, wurden in der Tabelle auch die Mittelwerte aus den 4 jahreszeitlich verschiedenen Werten angeführt. Es zeigt sich, daß die Haferkoleoptile unter dem Einfluß von Indol-3-essigsäure die größten Zuwachswerte aufzuweisen hat, während beim Roggen (auch bei wirkungsoptimaler Konzentration) nur sehr kleine Zuwachswerte erzielbar waren.

Tabelle 1. *Wachstumsgröße verschiedener Getreidearten ohne Wuchsstoffbehandlung* (Koleoptilen und Primärblatt).

Versuchspflanze	Sorte	Datum	Vorgekeimt (Tage)	Länge bei Versuchsbeginn mm	Längenzuwachs mm in 24 Std Versuchsdauer	
					Koleoptile	Primärblatt
Roggen	Kefermarkter W. R.	Oktober 1950	4	17,8	24,6	23,8
	Kefermarkter W. R.	Februar 1951	4	17,2	23,6	18,2
	Kefermarkter W. R.	Juni 1951	3	17,2	23,5	27,8
	Kefermarkter W. R.	Oktober 1951	3	18,0	23,2	19,3
	Kefermarkter W. R.	—	—	18,05	23,72	22,27
Weizen	Tassilo W. W.	Oktober 1950	5	17,9	29,6	24,0
	Tassilo W. W.	Februar 1951	5	18,4	27,1	17,7
	Hohenstaufen Sommerweizen	Juni 1951	5	18,1	27,2	22,3
	Tassilo	Oktober 1951	4	18,3	27,8	21,5
	Verschiedene	—	—	18,17	27,92	21,37
Hafer	Flämingstreue	Oktober 1950	5	18,1	24,4	25,8
	Flämingstreue	Februar 1951	5	18,0	15,5	16,0
	Flämingstreue	Juni 1951	5	19,2	18,1	22,0
	Flämingstreue	Oktober 1951	5	18,1	21,9	21,6
	Flämingstreue	—	—	18,35	19,97	21,35
Gerste	Loosdorfer Sommergerste	Oktober 1950	4	18,1	19,0	24,5
	Loosdorfer Sommergerste	Februar 1951	4	17,3	24,9	28,1
	Otterbacher Sommergerste	Juni 1951	3	18,4	31,6	35,3
	Otterbacher Sommergerste	Oktober 1951	3	18,4	33,1	33,7
	Verschiedene Sommergerste	—	—	18,05	27,15	30,40

Während das Wirkungsoptimum bei Hafer, Gerste und Roggen in der Konzentrationsgrößenordnung bei 10^{-1}% lag, zeigte der Weizen ein solches bei 10^{-2}%.

Die Krümmungswinkel zeigten in ihrer Abhängigkeit von der Wirkstoffkonzentration ebenfalls bei den verschiedenen Getreidearten für diese charakteristisches Verhalten. Wie die in Tabelle 3 übersichtlich

Tabelle 2. *Vergleich der Empfindlichkeit von 4 verschiedenen Getreidesorten gegenüber Indol-3-essigsäure.*
Zuwachs der Koleoptilen (Z-%) zu verschiedenen Jahreszeiten.

% Indol-3-essigsäure		10^{0}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}
Roggen	Oktober 1950	+ 5,7	+10,6	+19,5	+ 7,7	— 2,0
	Februar 1951	+12,7	+39,5	+24,2	+15,6	+13,9
	Juni 1951	+ 6,8	+24,2	+16,6	+23,0	+18,7
	Oktober 1951	+22,8	+19,6	+ 1,4	+ 4,6	+ 1,4
	Mittel	+12,0	+23,5	+15,4	+12,7	+ 8,0
Weizen	Oktober 1950	+30,7	+44,5	+33,4	— 3,7	+ 3,0
	Februar 1951	+ 7,7	+14,8	+33,6	+17,4	— 0,6
	Juni 1951	+12,5	+18,0	+33,4	+ 5,1	— 8,5
	Oktober 1951	+ 8,3	+ 3,4	+15,4	— 6,4	+ 1,1
	Mittel	+12,3	+20,2	+29,0	+ 3,1	— 1,2
Hafer	Oktober 1950	+62,6	+80,5	+55,0	+11,5	+14,7
	Februar 1951	+72,5	+91,7	+102,0	+36,7	+ 7,7
	Juni 1951	+69,7	+105,3	+76,4	+37,5	+17,1
	Oktober 1951	+81,5	+69,8	+25,3	— 5,3	— 1,0
	Mittel	+71,6	+86,7	+64,7	+20,1	+12,6
Gerste	Oktober 1950	+40,0	+90,0	+71,0	+38,9	+22,6
	Februar 1951	+16,0	+48,2	+35,7	+33,7	+ 4,8
	Juni 1951	+25,3	+23,4	+25,3	+23,1	+ 1,9
	Oktober 1951	+32,1	+23,0	+31,1	+18,1	+ 6,6
	Mittel	+28,4	+46,2	+40,8	+28,5	+ 8,9

Tabelle 3. *Vergleich des Krümmungswinkels der Koleoptilen von 4 verschiedenen Getreidearten unter dem Einfluß einseitig aufgetragener Lanolinpasten mit Indol-3-essigsäure zu verschiedenen Jahreszeiten.*

% Indol-3-essigsäure		10^{0}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}
Roggen	Oktober 1950	+177	— 73	— 81	— 22	0
	Februar 1951	+391	— 18	— 98	— 95	—19
	Juni 1951	+213	— 99	—113	— 53	—23
	Oktober 1951	+290	—234	— 81	+ 5	—
	Mittel	+268	—106	— 93	— 41	—11
Weizen	Oktober 1950	—112	— 95	— 81	— 10	— 1
	Februar 1951	— 21	—172	— 96	— 41	— 1
	Juni 1951	—223	—168	—115	— 5	—
	Oktober 1951	— 95	— 47	— 13	+ 4	—
	Mittel	—113	—121	— 76	— 13	— 1
Hafer	Oktober 1950	+ 81	— 70	— 96	— 30	— 3
	Februar 1951	+163	+ 8	—111	—222	+ 4
	Juni 1951	+178	— 66	— 57	— 82	—43
	Oktober 1951	+ 53	— 40	—151	+ 3	—
	Mittel	+119	— 42	—104	— 83	—14
Gerste	Oktober 1950	+205	— 46	— 42	— 17	—14
	Februar 1951	+424	— 41	— 47	— 29	+ 1
	Juni 1951	+131	— 23	— 34	— 21	—
	Oktober 1951	+123	— 20	— 18	— 9	—
	Mittel	+221	— 32	— 35	— 19	— 6

zusammengestellten Zahlen zeigen, wurden bei Weizen auch bei der höchsten Konzentration von Indol-3-essigsäure ausschließlich negative (von der Pastenseite wegweisende) Krümmungen beobachtet, während die 3 anderen Getreidearten durchwegs starke positive (zur Pastenseite hin gerichtete) Krümmungen aufweisen. Die Konzentrationen, bei welchen ein (negatives) Krümmungsmaximum auftrat, lagen nur bei Weizen in der Größenordnung von 10^{-1}%, bei den übrigen Getreidearten jedoch zwischen 10^{-1} und 10^{-2}% bzw. näher bei 10^{-2}%.

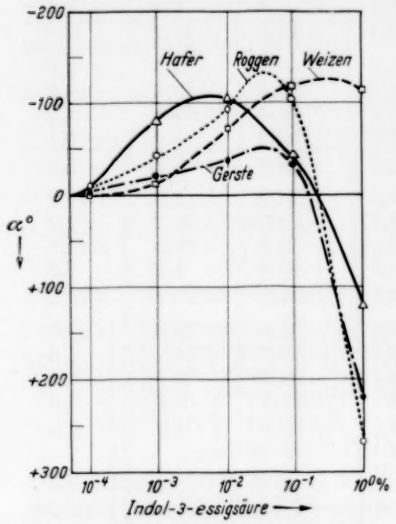

Abb. 1. Abhängigkeit des Krümmungswinkels verschiedener Getreidekoleoptilen im Pastentest von der Wuchs-stoffkonzentration.

Eine Erklärung für das verschiedenartige Krümmungsverhalten der Koleoptilen der Getreidearten (Abb. 1) muß berücksichtigen, daß nicht nur die aus Tabelle 2 ersichtlichen Empfindlichkeitsunterschiede der Koleoptilen, sondern auch die verschiedenen Quertransport- sowie Basaltransportverhältnisse das Krümmungsverhalten bestimmen, welches von beiden genannten Faktoren her entscheidend beeinflußt werden kann (LINSER 1938).

3. Das Verhalten der Primärblätter.

Die Messungen der Primärblattlängen erfolgten nach Ablauf der Versuchsdauer bei den gleichen Pflanzen, an welchen das Verhalten der Koleoptilen untersucht worden war und welche als Wuchsstoffapplikation einen einseitigen, 1 cm langen Pastenstreifen an der Koleoptilspitze erhalten hatten. Die Indol-3-essigsäure wirkte in diesem Falle also nicht direkt auf die Primärblätter ein, sondern diese konnten nur unter dem Einfluß jener Wuchsstoffmengen stehen, welche die Koleoptilspitze produzierte, oder jener, welche aus der Paste in die Koleoptilspitze diffundierten, von dort nach abwärts geleitet werden und auf dem Saftleitungswege in die Primärblätter gelangte. Es war daher zu erwarten, daß die Primärblätter viel kleinere Wuchsstoffmengen erhalten würden, als die direkt mit der Paste in Kontakt befindlichen Koleoptilen; bei gleicher Reaktionsweise der Primärblätter wäre daher zu erwarten gewesen, daß sich für sie eine Konzentrationswirkungskurve ergeben würde, welche derjenigen für die Koleoptilen prinzipiell gleich, ihr gegenüber jedoch parallel nach rechts verschoben wäre. Entgegen dieser Erwartung zeigten sich für die Primärblätter aber ganz andersartige Konzentrationswirkungskurven (Abb. 2), nämlich solche, wie sie bei Koleoptilen mit Hemm-

stoffen erzielt werden (vgl. LINSER 1940), beispielsweise mit 2,4,6-Trichlorphenoxyessigsäure (LINSER 1950). Die Primärblätter der Getreidearten reagierten also auf die den Koleoptilen von außen verabreichten Mengen von Indol-3-essigsäure so, als handle es sich nicht um Wuchsstoff, sondern um Hemmstoff. Der aus Abb. 2 ersichtliche Kurvenverlauf läßt erkennen, daß auch bei 10- bzw. 10000facher Verdünnung der Indol-3-essigsäure in der Paste kein einer Wuchsstoffwirkung entsprechender Förderungsbereich für die Primärblätter vorliegt. Das gegenüber Koleoptilen andersartige Verhalten der Primärblätter ist daher nicht einfach durch eine um mehrere Zehnerpotenzen erhöhte Empfindlichkeit für Wuchsstoff erklärbar, sondern muß auf einer grundsätzlich veränderten Reaktionsweise gegenüber Wuchsstoff beruhen. Worauf diese veränderte Reaktionsweise zurückzuführen ist, können die hier beschriebenen Versuche nicht klären. Es ist jedoch möglich, daß die erhaltenen Kurven aus dem Zusammenwirken der zusätzlich gebotenen Indol-3-essigsäure mit den in der Pflanze selbst vorhandenen Wuchs- bzw. Hemmstoffen ihre Form erhalten haben.

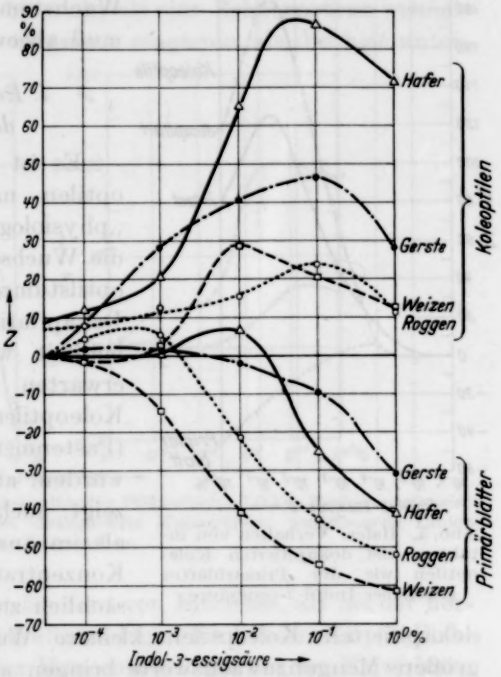

Abb. 2. Gegensätzliches Verhalten von Koleoptilen und Primärblättern der Getreidearten bei Anbringung von Wuchsstoffpasten an den Koleoptilen.

Verabreicht man den Primärblättern den Wuchsstoff so, wie den Koleoptilen direkt durch Aufstreichen der Paste, wie dies in einigen Versuchen mit Indol-3-essigsäure sowie mit 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure geschehen ist, wurden von der Paste wegweisende (negative) Krümmungen erzielt, welche darauf hinweisen, daß eine direkte Wachstumsförderung stattfand. Eine quantitative Auswertung der Versuche brachte leider zu große mittlere Abweichungen, um über die Konzentrationswirkungskurve urteilen zu können, doch ließ auch sie das Vorliegen von Wachstumsförderungen bei hohen Pastenkonzentrationen (10^{-1}, 10^{-2}%) erkennen. Dies läßt darauf schließen, daß die Primärblätter eine verringerte Wuchsstoffempfindlichkeit besitzen und daß ihr Verhalten

nach Wuchsstoffverabreichung durch die Koleoptilen keine *direkte* Folge des Eindringens der Wuchsstoffe in die Pflanze ist, sondern vielmehr erst durch sekundäre Regulationsvorgänge in der Pflanze selbst veranlaßt wird. Ob sich bei weiteren Versuchen in dieser Hinsicht die sich anbietende modellmäßige Vorstellung bewähren wird, daß durch die Einwirkung von Indol-3-essigsäure auf die sich streckenden Koleoptilen Hemmstoffe gebildet werden, welche das Wachstum der Primärblätter hemmen, muß abgewartet werden.

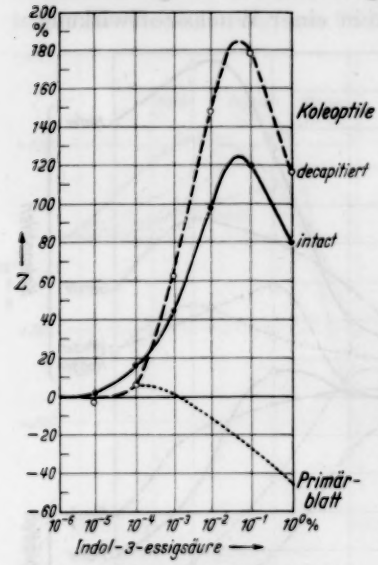

Abb. 3. Hafer. Verhalten von intakten und dekapitierten Koleoptilen wie der Primärblätter gegenüber Indol-3-essigsäure.

4. Empfindlichkeit intakter und dekapitierter Keimlinge.

Es ist bekannt, daß sich bei Koleoptilen nach ihrer Dekapitation eine „physiologische" Spitze regeneriert, welche die Wuchsstoffempfindlichkeit des Koleoptilstumpfes herabsetzt; eine nochmalige Dekapitation steigert daher die Empfindlichkeit wesentlich. Danach wäre zu erwarten gewesen, daß dekapitierte Koleoptilen auf Wuchsstoffverabreichung (Pastenmethode) empfindlicher reagieren würden, als intakte. Dies ist, wie Abb. 3 zeigt, auch tatsächlich der Fall insofern, als im ansteigenden Ast der Kurve (bei Konzentrationen von 10^{-4} bis 10^{-2}%) tatsächlich zum Ausdruck kommt, daß bei dekapitierten Koleoptilen kleinere Wuchsstoffmengen gleiche bzw. größere Mengenzuwachswerte bringen als bei intakten. Es zeigt sich auch, daß das Wirkungsoptimum in beiden Fällen bei der gleichen Konzentration liegt und daß also keine einfache Parallelverschiebung der Wirkungskurve vorliegt, sondern daß bei dekapitierten Koleoptilen höhere relative Zuwachswerte erzielt werden als bei intakten Pflänzchen. Es handelt sich demnach nicht bloß um eine Vergrößerung der Empfindlichkeit, sondern um eine Veränderung in der Reaktionsweise des Organs gegenüber Wuchsstoff, welche durch die Dekapitation erzielt wird. Analoge Verhältnisse wie die eben für *Avena sativa* geschilderten wurden bei entsprechenden Versuchen mit *Zea mays* und mit *Festuca pratensis* (Wiesenschwingel) gefunden (Abb. 4). Bei allen hier genannten Monocotylen liegt das Wirkungsoptimum der Indol-3-essigsäure für dekapitierte Koleoptilen zwischen 10^{-1} und 10^{-2}%. Es ist nun interessant, daß die dekapitierten Keimpflänzchen dicotyler Pflanzen z. B. bei Hypocotylstümpfen von Gurken, Raps, Sonnenblumen oder

Kresse, welche ähnliche Konzentrationswirkungskurven ergeben, wie die Koleoptilen von *Avena*, *Festuca* oder *Zea mays*, die Wirkungsoptima bei kleineren Konzentrationen haben als die genannten Koleoptilen. Abb. 5 zeigt, daß das Wirkungsoptimum der Indol-3-essigsäure an den Gurkenhypocotylen bei 10^{-2}%, jenes für Raps (in Millimeter berechnet) zwischen 10^{-2} und 10^{-3}%, jenes für Sonnenblumen aber bei 10^{-3}% und jenes für Kresse zwischen 10^{-3} und 10^{-4}% liegt. Das bedeutet, daß die monocotylen Pflanzen um eine bis mehr als eine Zehnerpotenz weniger empfindlich gegenüber Indol-3-essigsäure reagieren als die hier unter-

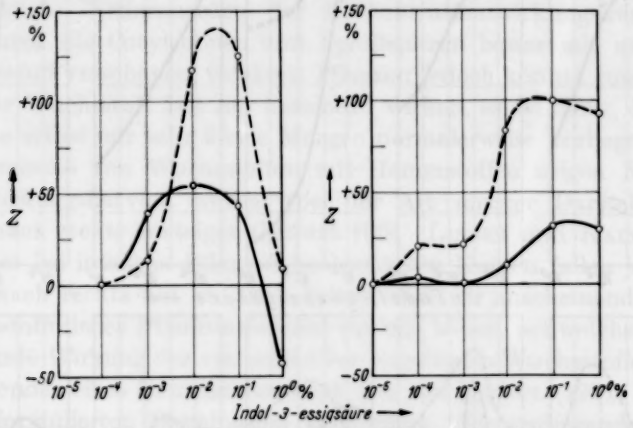

Abb. 4. Empfindlichkeit intakter und dekapitierter Pflänzchen. Links: *Festuca pratensis*; rechts: *Zea mays*; gestrichelte Linie: dekapitierte Koleoptilen; ausgezogene Linie: intakte Koleoptilen.

suchten Dicotyledonen. Dies ist insofern von Interesse, als bei der hormonalen Unkrautbekämpfung im allgemeinen eine höhere Empfindlichkeit der Dicotyledonen gegenüber Monocotyledonen bei der Einwirkung von Wuchsstoffen des Typus 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure vorliegt. Dieses Verhalten spiegelt sich nun in gewisser Hinsicht auch bei den vorliegend geschilderten Versuchen wider. Während das Wirkungsoptimum von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure bei nicht dekapitierten Koleoptilen von Hafer ziemlich scharf bei $7{,}10^{-2}$% gefunden wurde, brachte ein Vergleichsversuch mit intakten Rapspflänzchen, welchen die Paste am Hypocotyl direkt unterhalb der Cotyledonen aufgestrichen war, ein scharfes Wirkungsoptimum bei 10^{-3}%. Der hohen Empfindlichkeit von Rapspflanzen bei der hormonalen Unkrautbekämpfung mit 2,4-D-Präparaten entspricht also auch eine wesentlich gesteigerte (in vorliegendem Versuche etwa 70fache) Empfindlichkeit der Rapshypocotylen gegenüber Haferkoleoptilen im Pastentest mit 2,4-D.

Die in Abb. 5 übersichtlich zusammengefaßten Ergebnisse zeigen jedoch, daß das Verhalten dekapitierter dicotyler Keimpflänzchen ein

grundsätzlich anderes ist, als jenes intakter Pflänzchen gleichen Alters und gleicher Vorgeschichte. Bei fast allen Pflanzen, auf welche sich die Abb. 5 bezieht, ergab sich, sowohl für Indol-3-essigsäure als auch für

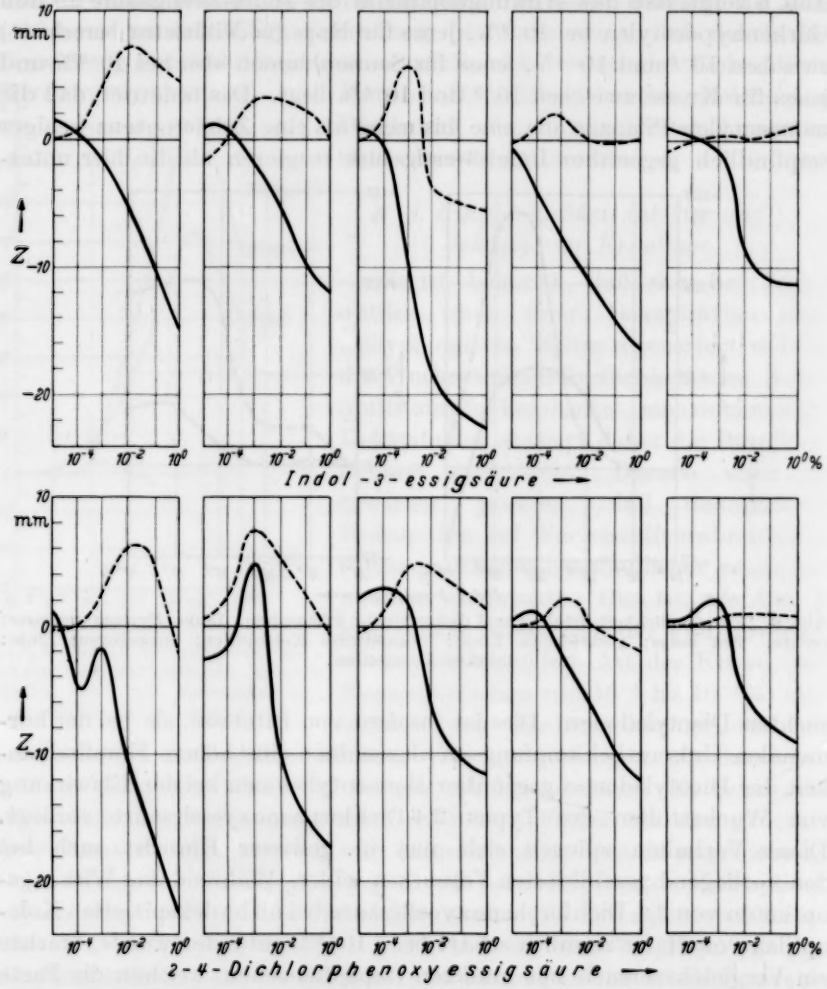

Abb. 5. Zuwachswerte nach der Pastenmethode (Z in mm) bei verschiedenen Pflanzen für verschiedene Konzentrationen von Indol-3-essigsäure (obere Reihe) und 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (untere Reihe). Die ausgezogen gezeichneten Kurven beziehen sich auf intakte Keimpflänzchen, die gestrichelten Kurven auf dekapitierte Pflänzchen (Hypocotyle, bei Erbsen Epicotyle).

2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, daß das Wirkungsoptimum für intakte Pflanzen nicht so hoch lag wie bei dekapitierten Pflanzen. Dies besagt, daß die Wachstumswirkung der Wuchsstoffkonzentrationen, welche von 10^{0} bis 10^{-3}% bei intakten Pflanzen durchwegs kleinere waren als bei

Nachtrag
zu der Arbeit von H. LINSER, Band 41, Heft 1:

Bei Abb. 5 auf S. 34 handelt es sich (von links nach rechts) um folgende Pflanzen: Gurken, Raps, Sonnenblumen, Gartenkresse und Erbsen.

dekapitierten, bei intakten Pflanzen eine fast durchwegs hemmende ist, während die gleichen Wuchsstoffgaben bei dekapitierten Pflanzen in der Mehrzahl der Fälle Wachstumsförderungen verursachten. Dies ist insofern verständlich, als den dekapitierten Pflanzen ja die Wuchsstoffproduktionsstelle abgeschnitten wurde, so daß sie weniger Wuchsstoff enthalten müssen als die intakten. Zusätzlich (durch die Paste) hinzugefügter Wuchsstoff müßte daher den bei dekapitierten Pflanzen fehlenden ersetzen können. Dies scheint nach den vorhandenen Ergebnissen auch der Fall zu sein; es zeigen sich bei den meisten der untersuchten Pflanzen ausgeprägte Förderungsäste der Konzentrationswirkungskurven. Bei den durch die Cotyledonen und Sproßspitzen besser mit natürlichem Wuchsstoff versehenen, intakten Pflanzen jedoch könnte zusätzlich gebotener Wuchsstoff fast nur hemmend wirken, es sei denn, daß in der Pflanze selbst nur sehr kleine Mengen normalerweise vorliegen.

Gemische von Wuchsstoffen mit Hemmstoffen zeigen Konzentrationswirkungskurven, welche (bei der Art unserer Darstellung) von links nach rechts ansteigen (Linser 1951; Linser und Kaindl 1951). Die hier bei intakten Pflanzen beobachteten Kurven fallen jedoch von links nach rechts hin ab. Das besagt, daß wir anscheinend nicht ein hemmstoffreiches Pflanzenmaterial vor uns haben, bei welchem sich die fördernde Wirkung des von außen her zugefügten Wuchsstoffes mit der hemmenden eines Hemmstoffes nach den von Kaindl (1951) mathematisch formulierten Beziehungen kombiniert. Die vorliegenden Kurven lassen sich kaum anders deuten als durch die Kombination der Hemmungswirkungen der relativ großen, durch die Pasten zugeführten Wuchsstoffmengen mit den Wirkungen der in der Pflanze selbst vorliegenden Wuchsstoffe.

Nehmen wir an, daß in den intakten Keimpflänzchen ebensoviel Wuchsstoffe wirksam sind, daß das Wirkungsoptimum noch nicht ganz erreicht ist, so können zugefügte kleine Wuchsstoffmengen noch eine geringe fördernde Wirkung ausüben. Solche Mengen dürfen jedoch nicht so groß sein, daß sie mit den in der Pflanze selbst normalerweise vorliegenden Wuchsstoffmengen zusammen bereits das Wirkungsoptimum überschreiten. Größere Mengen müssen dann Hemmungswirkungen herbeiführen. Bei Berücksichtigung des in der Pflanze vorhandenen Wuchsstoffes lassen sich von einer Eichkurve, welche an einer praktisch wuchsstofffreien Pflanze getestet gedacht wird, die zu erwartenden Kurven für bestimmte Wuchsstoffgehalte der Pflanze bei Zufügung bestimmter Pastenkonzentrationen bestimmen. Bei einem der Wirkung einer 10^{-3}% Pastenkonzentration entsprechenden Wuchsstoffgehalt der Pflanze würden bei Zufügung einer Konzentrationsreihe verschiedener Pasten (analog den Versuchen der Abb. 5) folgende Konzentrationsreihe entstehen (s. Tabelle 4, S. 36).

Von den diesen Wirkungskonzentrationen der Pflanzen entsprechenden Wirkungswerten (in Z-mm), welche sich in der Eichkurve ablesen lassen, sind die für 10^{-3}% angegebenen Werte zu subtrahieren; die Differenzen ergeben dann, nach der Pastenkonzentration aufgetragen, die zu erwartenden Wirkungskurven gemäß Abb. 5 (beispielsweise für intakte Pflanzen).

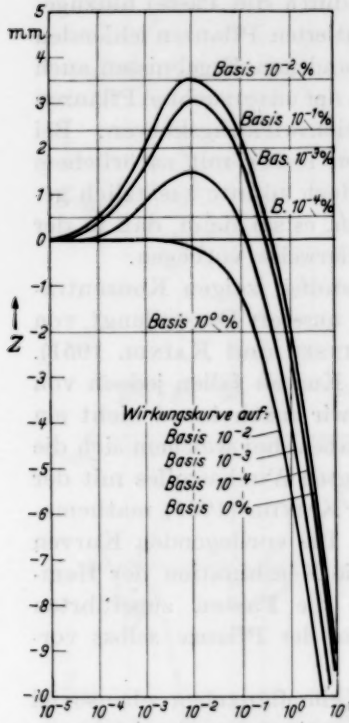

Abb. 6. Konstruktive Darstellung der Summation von in der Pflanze verhandenem und durch die Paste zugefügtem Wuchsstoff (s. Text).

Tabelle 4.

Pastenkonzentration %	Wirkungskonzentration in der Pflanze %
10^{-5}	$10^{-3}+10^{-5}=0{,}00101$
10^{-4}	$10^{-3}+10^{-4}=0{,}00110$
10^{-3}	$10^{-3}+10^{-3}=0{,}00200$
10^{-2}	$10^{-3}+10^{-2}=0{,}01100$
10^{-1}	$10^{-3}+10^{-1}=0{,}10100$

Abb. 6 zeigt einige Wirkungskurven, welche von einer hier für rein konstruktive Zwecke beliebig angenommenen (etwa der Indol-3-essigsäure entsprechenden) Wirkungskurve auf der Basis 0 (d. h. auf einer praktisch wuchsstofffreien Pflanze getestet) abgeleitet wurden. Die Kurve für Bass 10^{-3} beispielsweise zeigt jenen Verlauf, welcher für Z-mm zu erwarten ist, wenn in der Pflanze, an welcher der Testversuch vorgenommen wurde, selbst eine Wuchsstoffmenge vorliegt, welche ebensogut von einer 10^{-3}%igen Paste in die Pflanze hineingebracht worden sein könnte. Der Vergleich der Kurven untereinander ergibt, daß das Wirkungsoptimum um so tiefer liegt, je höher die in der Testpflanze selbst vorhandene Wuchsstoffmenge liegt; es zeigt sich aber auch, daß das Wirkungsoptimum bei der gleichen Pastenkonzentration liegt, unabhängig davon, wie groß die in der Testpflanze vorhandene Wuchsstoffmenge ist. Wenn somit (wie beispielsweise in den experimentellen Kurven der Abb. 5) die Wirkungsoptima für intakte Pflanzen bei weitaus geringeren Pastenkonzentrationen liegen als jene für dekapitierte Pflanzen, so würde dies im Sinne der hier versuchten Deutung dafür sprechen, daß die intakten Pflanzen eine vielfach höhere Empfindlichkeit gegenüber Wuchsstoff (zumindest gegenüber dem durch die Paste zugeführten Wuchsstoff) besitzen, als die dekapitierten. Dies steht zunächst offenbar im Widerspruch zu der vom Went-Test bekannten Beobachtung, daß dekapitierte

Koleoptilen empfindlicher reagieren als intakte und zweifach dekapitierte empfindlicher als einfach dekapitierte, doch lassen sich diese Widersprüche unter Berücksichtigung der hier angestellten Überlegung unschwer auch mit der Annahme vereinen, daß die Empfindlichkeit gegenüber Wuchsstoff überhaupt durch die Dekapitation abnimmt, scheinbar jedoch durch Abnahme der in der Testpflanze selbst vorliegenden Wuchsstoffmenge ansteigt.

Durch die Berücksichtigung der Addition des durch die Paste zugeführten Wuchsstoffs zu dem in der Testpflanze selbst vorhandenen gelangen wir somit zu einer Modellvorstellung, deren heuristischer Wert freilich erst erprobt werden muß. Abb. 5 zeigt, daß die Kurven für intakte Pflanzen bei Indol-3-essigsäure unterhalb der Pastenkonzentration 10^{-4}% noch einen wenig hohen, geringfügigen Förderungsanteil besitzen. Dies weist darauf hin, daß in den Pflanzen normalerweise Wuchsstoffmengen vorliegen, welche knapp unterhalb der optimalen Wirkungsmenge liegen. *Bei intakten dicotylen Pflanzen können daher nur sehr kleine, zusätzlich verabreichte Wuchsstoffmengen Zellstreckungsförderungen bewirken*, während Pastenkonzentrationen von mehr als 10^{-4}% Indol-3-essigsäure nur noch Hemmungen bewirken.

Die an intakten Pflänzchen experimentell erhaltenen Kurven für Indol-3-essigsäure entsprechen völlig dieser Vorstellung, ebenso die Kurven für 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure bei Sonnenblumen, Kresse und bei Erbsen, wenn man annimmt, daß die allgemeine Empfindlichkeit intakter Pflanzen gegenüber Wuchsstoffen vielfach größer ist, als jene dekapitierter Pflanzen. Die Kurven für intakte Pflanzen sind allerdings gegenüber jenen der dekapitierten Pflanzen nach links verschoben, was eine höhere Empfindlichkeit des Protoplasmas der intakten Pflanzen Wuchsstoffen gegenüber vermuten läßt.

Diese eben erwähnten Konzentrationen üben jedoch bei dekapitierten Pflanzen teilweise noch sehr stark fördernde Wirkungen aus. Nach den in Abb. 5 dargestellten Ergebnissen erhält man für intakte und für dekapitierte Pflanzen Wirkungsoptima bei Konzentrationen, welche in der folgenden Tabelle 5 angegeben sind.

Tabelle 5. *Lage der Wirkungsoptima für Indol-3-essigsäure bei verschiedenen Pflanzen.*

Pflanze	Intakte	Dekapitierte	Daraus ermittelter Wuchstoffgehalt der dekapitierten Pflanzen in % der intakten
	Pflanzen besitzen ein Wirkungsoptimum bei einer Konzentration von ..... %		
Gurken	10^{-5}	10^{-2}	0,001
Raps	10^{-5}	10^{-3}	0,001
Sonnenblumen .	10^{-5}	10^{-3}	0,001
Kresse	10^{-6}	$5{,}10^{-4}$	0,0002
Erbsen	10^{-5}	—	—

Aus der Konzentrationsdifferenz der Wirkungsoptima kann man (die obigen Überlegungen als richtig vorausgesetzt) einen größenordnungsmäßigen Hinweis darauf gewinnen, welcher Bruchteil des normalerweise in intakten Pflänzchen vorhandenen Wuchsstoffs nach der Dekapitation noch vorhanden ist (Tabelle 5) und es zeigt sich, daß dieser nur etwa $^1/_{1000}$ bis $^1/_{10000}$ beträgt.

Die Verhältnisse für 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure liegen, da es sich um keinen pflanzeneigenen Wuchsstoff handelt[1], wesentlich komplizierter. So zeigen die bei intakten Gurkenpflanzen wie bei intakten Rapspflänzchen gewonnenen Wirkungskurven Formen (Abb. 5), welchen eine unmittelbare Deutung kaum gerecht werden kann.

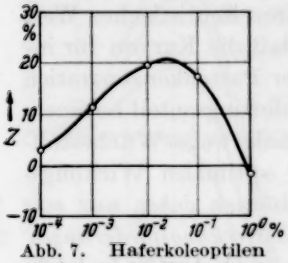

Abb. 7. Haferkoleoptilen wurden an der Basis abgeschnitten, die intakt gebliebenen Primärblätter an der Spitze mit einem 1 cm langen Pastenstreifen (Indol-3-essigsäure) versehen. Zuwachswerte (Z-%) nach 24 Std.

Die Ähnlichkeit der für dekapitierte dicotyle Pflänzchen erhaltenen Wirkungskurven mit den für intakte Koleoptilen erhaltenen läßt die Vermutung zu, daß es sich auch bei den Koleoptilen um Organe handelt, welche mit weitaus weniger Wuchsstoff versorgt sind als beispielsweise die entsprechenden Primärblätter, und man könnte versucht sein, anzunehmen, daß der von den Koleoptilspitzen nach abwärts geleitete Wuchsstoff in den Primärblättern angesammelt würde, so daß diese durch zusätzlich gebotenen Wuchsstoff nur noch gehemmt würden. Bei Entfernung der Koleoptile würde das Primärblatt dann ähnlich reagieren müssen wie ein dekapititiertes Hypocotyl, und einige Versuchsergebnisse lassen erkennen, daß dies tatsächlich der Fall zu sein scheint (Abb. 7).

Solchen Deutungen wird man jedoch zweckmäßig noch den Vorbehalt entgegenstellen, daß Empfindlichkeitsunterschiede des Protoplasmas ähnliche Ergebnisse bringen könnten und daß das Zusammenspiel der verschiedenartigen hemmenden und fördernden Wirkstoffe in der Pflanze zu kompliziert ist, um gegenwärtig solch einfache Deutungen zuzulassen. Sie seien deshalb auch hier bloß als Arbeitshypothese zu heuristischen Zwecken erwähnt.

Zusammenfassung.

1. Von den 4 untersuchten Hauptgetreidearten (Weizen, Roggen, Gerste, Hafer) reagierte der Hafer beim Auftragen von Indol-3-essigsäurepasten mit stärkstem (prozentualem) Koleoptilzuwachs; in abnehmender Reihe folgten Gerste, Roggen und Weizen.

[1] Ein natürliches Vorkommen von 2,4-D in Pflanzen ist bisher nicht bekannt und kann zwar nicht als wahrscheinlich, aber nicht als unmöglich gelten.

2. Die Primärblätter der Keimlinge, deren Koleoptilen mit Pasten behandelt wurden, zeigten verschiedenen Konzentrationen von Indol-3-essigsäure gegenüber ein gegensätzliches Verhalten: sie wurden durch jene Konzentrationen, welche das Längenwachstum der Koleoptilen förderten, fast ausschließlich gehemmt.

3. Intakte Koleoptilen brachten geringere relative Zuwachswerte als dekapitierte Koleoptilen.

4. Beim Auftragen von Indol-3-essigsäurepasten auf Hypocotyle von Gurken-, Raps-, Sonnenblumen- und Kressekeimlingen sowie auf Erbsenepicotyle zeigten intakte Pflanzen ein den Primärblättern der Getreidearten analoges Verhalten, dekapitierte jedoch ein dem der Koleoptilen ähnliches.

5. Bei 2,4-Dichlorphenoxyessigsäurepasten wurden analoge, jedoch bei Gurken und Raps unübersichtlichere Verhältnisse gefunden.

6. Es wurde eine Deutung der erhaltenen Kurven versucht, welcher vorläufig jedoch nur der Wert einer Arbeitshypothese für heuristische Zwecke zukommt. Sie berücksichtigt die Summierung des in der Testpflanze selbst vorhandenen und des durch die Paste zugeführten Wuchsstoffes, verlangt jedoch die Annahme einer vielfach größeren Wuchsstoffempfindlichkeit intakter (gegenüber dekapitierten) Pflanzen.

Literatur.

Borriss, H.: Die Wirkung allseitiger und einseitiger Wuchsstoffgaben auf das Wachstum etiolierter Dicotylenkeimlinge. Z. Bot. **38**, 337 (1943). — Kaindl, K.: Zur Wirkungsweise von Wuchs- und Hemmstoffen. II. Versuche einer trefferstatistischen Deutung der Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen. Biochim. et Biophys. Acta **6**, 395 (1951). — Linser, H.: Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. Planta (Berl.) **28**, 227 (1938). — Beobachtungen zur Jahresperiodik der Wachstumskorrelationen bei Keimlingen von Avena sativa. Phyton **2**, 92 (1950). — Zur Wirkungsweise von Wuchs- und Hemmstoffen. I. Wachstumswirkungen von Indol-3-essigsäure und Eosin sowie pflanzlicher Wuchs- und Hemmstoffe im Gemisch an der Avena-Koleoptile. Biochim. et Biophys. Acta **6**, 384 (1951). — Linser, H., and K. Kaindl: The Mode of Action of Growth Substances and Growth Inhibitors. Science (Lancaster, Pa.) **114**, 69 (1951). — Moewus, F.: Ein neuer quantitativer Test für pflanzliche Wuchsstoffe. Naturwiss. **35**, 124 (1948). — Söding, H.: Wirkt der Wuchsstoff artspezifisch? Jb. Bot. **82**, 534 (1936). —

Priv.-Doz. Dr. Hans Linser, Linz i. Österreich, Landstraße 115.

Planta, Bd. 41, S. 40—51 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Köln.

ÜBER DIE ÄNDERUNG DER BENETZBARKEIT VON BLATTOBERFLÄCHEN UND DEREN URSACHE.

Von

H. F. Linskens.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. März 1952.)

Pflanzliche Oberflächen verhalten sich gegenüber Wasser keineswegs konstant und einheitlich. Ihre Benetzbarkeit ändert sich tagesperiodisch (Fogg 1944); über den Gefäßsträngen ist die Benetzbarkeit der Blattlamina größer als in den Interkostalräumen (Linskens 1950). Zufällige Freilandbeobachtungen und von anderer Seite mitgeteilte Messungen über jahreszeitliche Änderung der Kutikulartranspiration (Eisenzopf 1951) veranlaßten uns, die Größe der Blattbenetzbarkeit gegenüber flüssigem Wasser über einen längeren Zeitraum an gleichen Objekten zu messen.

Methode.

Es wurde die bereits früher (Linskens 1950) eingehend beschriebene Methode benutzt. Sie beruht auf der Messung von Randwinkeln bei Tauchbenetzung: je größer der ermittelte Winkel Θ, um so geringer die Benetzbarkeit gegenüber Wasser. Die zur Beobachtung vorgesehenen Pflanzenteile wurden in den Vormittagsstunden gesammelt, unter Wasser abgeschnitten, sofort mit den Schnittstellen in Wasser eingestellt und bei 18° C im Dunkeln aufgehoben. Die Blätter befanden sich infolgedessen zum Zeitpunkt der Messung, unabhängig von der vorausgehenden Wasserversorgung am Standort, in voll turgeszentem Zustand. Die Messung erfolgte regelmäßig am Abend des gleichen Tages (zwischen 21 und 22 Uhr). Auf diese Weise konnten tagesperiodische Änderungen, wie sie Fogg (1944) beobachtete (sie waren auch an unseren Objekten festzustellen), ausgeschaltet werden. Der Meßraum hatte während aller Beobachtungen eine Temperatur von $18 \pm 0{,}5°$ C bei einer relativen Feuchtigkeit von $85 \pm 3\%$. Es wurden nur Messungen an solchen Tagen vorgenommen, an denen die Blätter mindestens 12 Std vorher nicht mit atmosphärischen Niederschlägen in Berührung gekommen waren.

Zur Kritik der Methode.

Zuvor ist es angebracht, die benutzte Methode einer kurzen kritischen Betrachtung zu unterziehen. Die Berührung von pflanzlichen Oberflächen mit Wasser stellt ein Grenzflächenphänomen dar. Die Grenzflächenmoleküle der miteinander in Beziehung tretenden Stoffräume weisen verschiedene Tendenzen auf. Beim Übergang von Molekülen aus dem Binnen- in den Grenzzustand tritt eine Zunahme an Energie auf, die als freie Oberflächenenergie bezeichnet wird (v. Eichborn 1949). Sowohl die Verdampfungs- als auch die Oberflächenenergie sind eine Funktion der Stoffstruktur. Eine fest-flüssige Stofffläche-Verbindung bei Immersionsbenetzung im strengen Sinne (Osterhof-Bartell 1930) ist durch den Randwinkel

charakterisiert. In ihm erfaßt man messend bei Konstanz von zwei Partnern der Stofftrios zugleich den stofflichen Einfluß der Haftfläche. Nun zeigt es sich aber, daß oft die Randlinie nicht frei gleitet, sondern mehr oder weniger stabil klebt. Die Folge davon ist, daß beim Vordrücken oder Zurückziehen der Flüssigkeit ein „Spielraum von Randwinkeln" zu beobachten ist (v. EICHBORN 1949). Diese Erscheinung der „relativen Randlinienlage" gegenüber dem Flüssigkeitsraum wird als Hysterese bezeichnet.

Zwei Meßmethoden gestatten die Erfassung der genannten Erscheinung: a) die Messung des Randwinkels bei Hebung und Senkung einer Tauchplatte, b) die Messung der Tropfengestalt beim Aufsaugen und Auffüllen liegender Tropfen. Während die von uns entwickelte Methode (LINSKENS 1950) auf dem ersteren Prinzip basiert, hat FOGG (1947) den Randwinkel rechnerisch aus den Umrißlinien eines Tropfens ermittelt. Beide Methoden seien einander gegenübergestellt und beleuchtet.

FOGG (1947) betrachtet bei seinen Untersuchungen den Vordrückwinkel (Θ_a) als Maß für die Benetzbarkeit gegenüber Wasser. Er gewinnt ihn, indem er mit einer Kapillarpipette einen Tropfen von etwa 3 mm Durchmesser auf die Blattoberfläche plaziert und durch horizontale Projektion Strecken bzw. Winkel ermittelt, die nach der Formel von MACK den Randwinkel ergeben. Diese Methode läßt die Erscheinung der Hysterese außer Betracht und sieht den gewonnenen Wert von Θ_a als gültiges Maß für die Benetzbarkeit der betrachteten Oberfläche an. Dies erscheint jedoch nicht ohne weiteres erlaubt. Einmal ist die Größe des Randwinkels abhängig vom Tropfenvolumen und dem damit gegebenen Tropfenbasisdurchmesser. Andererseits ist die gegenseitige Lage von Flüssigkeitsraum und Bezugsfläche auch von der „Vorgeschichte der Relativbewegung" oder der ersten Bewegung von Tropfen und Unterlage mitbestimmt (v. EICHBORN 1944). Der Vordrückwinkel *allein* kann daher nur in beschränktem Sinne als Maß für die Benetzbarkeit angesehen werden.

Dies wird auch sogleich deutlich, wenn wir an einem Beispiel unseres Materials die Ermittlung des „Ruherandwinkels" aus den Werten des Vordrück- und Rückzugswinkels betrachten (Tabelle 1). Die in den Kolonnen 4 (für die Blattoberseite) und 7 (für die Blattunterseite) mitgeteilten Werte für Θ_a würden den nach der Methode von FOGG gewonnenen Werten entsprechen. Die aus diesen Werten zu

Tabelle 1. *Protokollauszug über Randwinkelmessungen bei Narcissus pseudonarcissus* L. Es wurde jeweils 3—5 cm unterhalb der Blattspitze gemessen. Die Kurvendarstellung der Werte in den Spalten 6 und 9 erfolgte an anderer Stelle (LINSKENS 1952).

Nr.	Datum	Blattlänge cm	Oberseite			Unterseite		
			Vordrückwinkel	Rückzugswinkel	Ruherandwinkel	Vordrückwinkel	Rückzugswinkel	Ruherandwinkel
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	11. 3.	6	167 ± 1,5	119 ± 2,6	138	164 ± 1,4	38 ± 2,0	100
2	16. 3.	14	168 ± 4,0	126 ± 3,1	142	168 ± 2,5	92 ± 6,0	121
3	18. 3.	20	159 ± 1,2	136 ± 2,9	146	163 ± 1,1	136 ± 2,8	148
4	20. 3.	24	142 ± 1,4	126 ± 0,9	134	137 ± 0,7	127 ± 2,2	132
5	26. 3.	29	135 ± 1,2	28 ± 0,9	81	149 ± 0,2	48 ± 1,9	96
6	7. 4.	30	122 ± 0,8	23 ± 1,1	79	134 ± 1,5	36 ± 0,8	87
7	13. 4.	32	123 ± 1,1	21 ± 0,4	79	141 ± 1,6	28 ± 0,4	87
8	19. 4.	33	109 ± 2,4	19 ± 0,8	71	135 ± 1,3	26 ± 1,0	78
9	1. 5.	33	90 ± 1,3	28 ± 0,7	63	116 ± 2,0	21 ± 2,1	76
10	22. 5.	33	96 ± 0,5	28 ± 1,2	67	110 ± 0,1	30 ± 2,3	75
11	6. 6.	33	112 ± 4,1	20 ± 3,6	74	116 ± 2,9	34 ± 1,9	79

ermittelnde Tendenz ist jedoch wesentlich verschieden gegenüber den Werten des unter Berücksichtigung von Θ_r errechneten Ruherandwinkels Θ (Kolonne 6 für die Oberseite, 9 für die Unterseite).

Die alleinige Betrachtung des Vordrückwinkels gibt durchweg zu große Werte (vgl. auch Fogg 1948). Wesentlich ist weiterhin, daß der aus Vordrück- und Rückzugswinkel ermittelte Ruherandwinkel auch gleichzeitig den Einfluß der Oberflächenrauhigkeit auf das Benetzungsverhalten ausdrückt. Erst der letztere Winkel gibt also ein reales Bild von den Benetzungsverhältnissen. Diese Überlegung gibt zugleich eine Erklärung für die Tatsache, daß die Werte von Fogg an gleichen Objekten mit den unseren (Linskens 1950) nicht voll übereinstimmen.

Der Mangel der Foggschen Methode ließe sich beseitigen, wenn die Messung auf den Rückzugswinkel ausgedehnt wird, wie dies bereits Wilcoxon und Hartzell (1931) an der Insektenkutikula getan haben. Die Messung bzw. Erstellung des Rückzugswinkels durch Aussaugen ist jedoch an den kleinen Tropfen mit Schwierigkeit verbunden. Wir haben daher seinerzeit die Randwinkelmessung in Analogie zu den Tauchplattenversuchen entwickelt.

Unsere Methode hat gegenüber der Messung am Tropfen den Nachteil, daß in den meisten Fällen abgeschnittene Blätter bzw. Blattausschnitte zur Messung herangezogen werden müssen. Damit entfällt die mehrmalige Messung der gleichen Oberfläche. Sie kann aber durch Häufung von Meßreihen am gleichen Objekt weitgehend ersetzt werden. Da die Winkel direkt abgelesen werden, können zahlreiche Werte in kurzer Zeit gewonnen werden.

Ergebnisse.

1. Die Benetzbarkeit im Laufe der Blattentwicklung.

Von den zahlreichen Objekten, an denen im Laufe der vergangenen Vegetationsperiode wiederholt die Benetzbarkeit gemessen wurde, sind in Abb. 1 einige typische Fälle zusammen graphisch dargestellt. Jedem Einzelwert liegen mindestens 10 Messungen an verschiedenen Blättern zugrunde. Übereinstimmend ist daraus abzulesen, daß in der Jugend, d. h. während der Zeit des Streckungswachstums der Blätter, die Benetzbarkeit geringer ist als beim ausgewachsenen Blatt. Nach einem Anstieg der Randwinkelgröße (= Abnahme der Benetzbarkeit) während der Zeit intensivster Streckung wird ein Maximum erreicht. Ist das Blatt voll entwickelt, dann nimmt die Benetzbarkeit langsam und stetig zu. Ober- und Unterseite des gleichen Blattes verhalten sich nicht bei allen Objekten gleich. Während bei *Forsythia* fast eine Parallelität der Kurven des Ruherandwinkelwertes beobachtet werden konnte, weist die Unterseite bei *Pirus* und *Syringa* ein mit der Entwicklung fortschreitendes Anwachsen der Benetzbarkeit auf. Es ist denkbar, daß bei Messungen an noch jüngeren Stadien der Blätter auch für die Unterseiten der ansteigende Ast der Kurven mit einem Maximum aufzufinden wäre.

Vergleicht man die in den Diagrammen gleichzeitig eingezeichneten Werte der Blattlängen (als Maß für die Blattentwicklung) mit dem besprochenen Kurvenverlauf, so fällt auf, daß am ausgewachsenen Blatt nach Erreichen einer bestimmten Randwinkelgröße die Benetzbarkeit weitgehend konstant bleibt. Erst gegen Ende der Entwicklung steigt

diese nochmals leicht an. Dieser letzte Anstieg ist jedoch statistisch nicht zu sichern.

Die hier mitgeteilte Benetzbarkeitsänderung im Laufe der Blattentwicklung weist in ihrer Tendenz darauf hin, daß sie nicht das Ergebnis akuter, reversibler Zustandsänderungen ist. Eine solche hatte Fogg (1944, 1947) für die tagesperiodische Veränderung dieser physikalischen Eigenschaft der Blattoberfläche als durch Turgorschwankungen bedingt wahrscheinlich machen können. Sie ist vielmehr ein progressiver Prozeß, der auch bei verschiedenen Arten des Kutikularaufbaues und der kutikularen Auflagerungen (vgl. Linsbauer 1930) stets gleichsinnig verläuft.

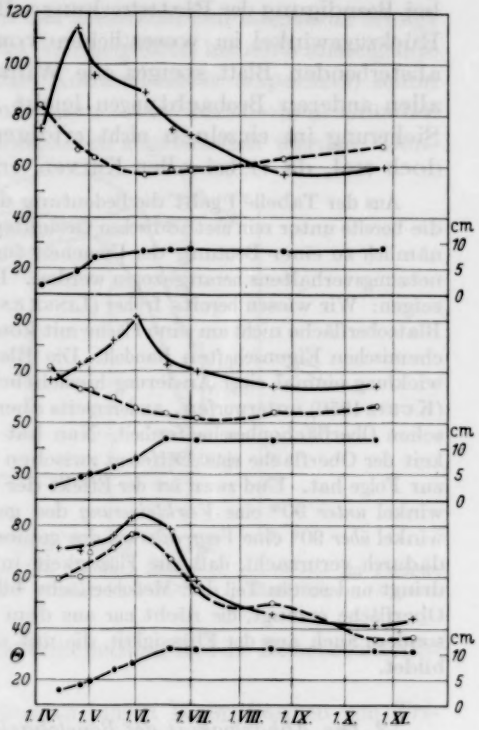

Abb. 1. Änderung der Benetzbarkeit von Blättern bei *Pirus communis* L. (oben), *Syringa vulgaris* L. (Mitte), *Forsythia suspensa* Thunberg (unten). Linke Ordinate: Ruherandwinkel in Graden. Rechte Ordinate: Blattlänge in Zentimeter. Abszisse: Zeitachse in Tagen. Oberseite — + —; Unterseite - - - O - - -; Blattlänge —— • ——.

Die Benetzbarkeit im Laufe der Blattentwicklung ist stets durch einen Abfall zu Beginn der Entwicklung ausgezeichnet, auf den regelmäßig ein Anstieg erfolgt. Im einzelnen können jedoch kompliziertere Verhältnisse vorliegen. Dies soll für die Beobachtungsreihe an *Narcissus pseudonarcissus* dargelegt werden. Eine kurvenmäßige Darstellung erfolgte bereits früher (Linskens 1952). In Tabelle 1 sind neben dem Zeitpunkt der Messung (2) und den Blattlängen (3) als Maß für die Blattentwicklung die wahren Meßwerte, nämlich der Vordrück- (Θ_a) und Rückzugs- (Θ_r) Winkel, für die Ober- und Unterseite getrennt, aufgeschrieben. Die mittleren Fehler wurden in diesem Falle nicht für das zusammengehörige Wertepaar errechnet, sondern für die Gesamtheit der jeweiligen Ablesungen von Θ_a und Θ_r. Weiterhin sind die aus den beiden Werten sich ergebenden Ruherandwinkel in getrennten Kolonnen (6 und 9) eingetragen. Letztere dienten als Grundlage der Kurvendarstellung (Linskens 1952). Aus den Werten der Tabelle ist ersichtlich, daß für das angegebene Objekt die gemessenen Vordrückwinkel nach

einem leichten Anstieg langsam und stetig fallen, ohne jedoch unter 90° zu sinken. Für die Oberseite sind die Werte meist geringer als für die Unterseite. Demgegenüber verhalten sich die Rückzugswinkel wesentlich anders: auf einen kräftigen Anstieg folgt ein schroffer Abfall sofort bei Beendigung der Blattstreckung. Beim ausgewachsenen Blatt ist der Rückzugswinkel im wesentlichen von gleicher Größenordnung. Beim absterbenden Blatt steigen alle Winkelwerte in Übereinstimmung mit allen anderen Beobachtungen leicht an. Wenngleich eine statistische Sicherung im einzelnen nicht erfolgen kann, so erscheint der Anstieg doch real, da er bei allen Kurven erfolgt.

Aus der Tabelle 1 geht die Bedeutung der Ablesung *beider* Winkel hervor, auf die bereits unter rein methodischen Gesichtspunkten hingewiesen wurde. Sie kann nämlich zu einer Deutung der Ursachen für die jahreszeitliche Änderung des Benetzungsverhaltens herangezogen werden. Das mögen die folgenden Überlegungen zeigen: Wir wiesen bereits früher (Linskens 1950) darauf hin, daß es sich bei der Blattoberfläche nicht um eine Fläche mit konstanten und einheitlichen physikalisch-chemischen Eigenschaften handelt. Die Blattoberflächen sind während ihrer Entwicklung einmal einer Änderung hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung (Kuetz 1950) unterworfen, andererseits aber auch einer Änderung ihrer physikalischen Oberflächenbeschaffenheit. Nun hat Adam (1946) aufgezeigt, daß Rauhigkeit der Oberfläche eine Differenz zwischen wahrem und gemessenem Randwinkel zur Folge hat. Und zwar ist der Effekt der Rauhigkeit auf den wahren Vordrückwinkel *unter* 90° eine *Verkleinerung* des gemessenen, auf den wahren Vordrückwinkel *über* 90° eine *Vergrößerung* des gemessenen Winkels. Dieses Verhalten wird dadurch verursacht, daß die Flüssigkeit in die Vertiefungen der Oberfläche eindringt und so ein Teil der Meßoberfläche bildet. Damit wird eine scheinbar ebene Oberfläche erzeugt, die nicht nur aus dem festen Partner des Stofftrios besteht, sondern auch aus der Flüssigkeit, die mit sich selber den Berührungswinkel Null bildet.

2. Die Abhängigkeit der Benetzbarkeit von äußeren Bedingungen.

Der Einfluß von Außenfaktoren wurde zunächst durch Vergleich von beregneten und nicht beregneten Pflanzen geprüft. Dazu diente ein Exemplar von *Lupinus* am natürlichen Standort. In Parallelversuchen wurden mehrere gleichaltrige Blätter der gleichen Pflanze vor der Auffaltung der Fiedern in die Beobachtung einbezogen: ein Teil wurde unter durchsichtige Klarglas-Küvetten gebracht, die an der Unterseite offen waren. Die als Kontrolle dienenden, gleichaltrigen Blätter wurden ebenfalls an der Pflanze belassen, jedoch ungestört allen Witterungseinflüssen ausgesetzt. Somit haben wir vergleichbare Blattpaare, die sich durch die Möglichkeit der Benetzung mit atmosphärischem Regen unterschieden. Während des Beobachtungszeitraumes fielen am Beobachtungsort insgesamt 148,3 mm Niederschläge. Das Ergebnis der Beobachtungsreihe ist in Abb. 2 graphisch dargestellt. Jeder Messung liegen Ablesungen an 2 Fiederblättern zugrunde. Die Blattlängenwerte gelten für beide Reihen. Während die den Witterungseinflüssen exponierten Blätter das

bereits beschriebene Verhalten zeigten (Ansteigen der Randwinkel während der Blattstreckung; nach dem Maximum: steigende Benetzbarkeit), wiesen die unter Glas gehaltenen Blätter einen charakteristischen Unterschied auf. Zunächst ist zu bemerken, daß das durch die Vergrößerung des Randwinkels angezeigte Sinken der Benetzbarkeit langsamer erfolgt als bei der Kontrolle. Die Kurve der Winkelgrößen hat noch ansteigende Tendenz in dem Zeitpunkt, da die Kontrollblätter (exponiert) schon stark steigende Benetzbarkeit aufweisen. Aus technischen Gründen mußte die Beobachtung nach 7 Meßpaaren abgebrochen werden. Den-

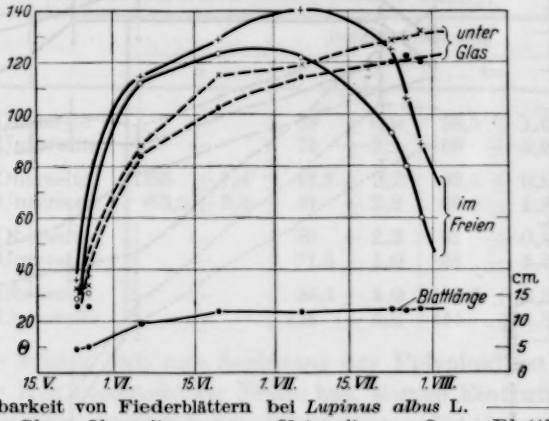

Abb. 2. Benetzbarkeit von Fiederblättern bei *Lupinus albus* L. ——— im Freien; - - - - - - - - unter Glas. Oberseite — + —; Unterseite - - - O - - -; Blattlänge —— • ——

noch beweist sie den Einfluß der Regenbenetzung auf die Benetzbarkeitsänderung.

Weitere Beobachtungen erfolgten an jungen Keimpflanzen von *Triticum vulgare* (Peragis I Hochzucht). Diese wurden unter folgenden Umweltbedingungen aufgezogen: a) im Freien (während des Beobachtungszeitraumes fielen insgesamt 87,3 mm Niederschlag), b) im Gewächshaus (es wurde sorgfältig darauf geachtet, daß die Blattoberflächen beim Gießen nicht mit Wasser in Berührung kamen), c) unter einer Glasglocke im Gewächshaus (die Atmosphäre war stets wassergesättigt, die Glocke immer beschlagen), d) im Dunkelraum ($17 \pm 1°$ C, $92 \pm 2\%$ relative Feuchtigkeit).

Die erste Messung erfolgte an den 8 Tage alten Primärblättern. Diese wurden auch zu den späteren Zeitpunkten für die Messung benutzt. Die Ergebnisse sind in der Abb. 3 zusammengestellt. Sie zeigen zunächst für die etiolierten Pflanzen (*D*) einen relativ niedrigen Ausgangswert des Randwinkels, der schon nach wenigen Tagen mit der durch die Dunkelheit bedingten starken Vergeilung und Streckung der Blätter steil abfällt. Nach dem 18. 11. war keine weitere Messung mehr möglich, da die Pflanzen abgestorben waren. Die unter einer Glasglocke gehaltenen

Keimpflanzen (*C*) des Weizens zeigen zunächst in den ersten Tagen einen leichten Anstieg der Randwinkelwerte, dann einen Abfall, der jedoch über dem der Freilandwerte (*A*) liegt. Die im Freien gehaltenen Pflanzen (*A*) zeigten ebenfalls eine fortschreitende Vergrößerung der Benetzbarkeit, ohne allerdings bis zum Schluß der Beobachtungen den Randwinkelwert der etiolierten Blätter zu erreichen. Die in der relativ trockenen Luft des Gewächshauses (*B*) bei etwa 70% relativer Feuchte

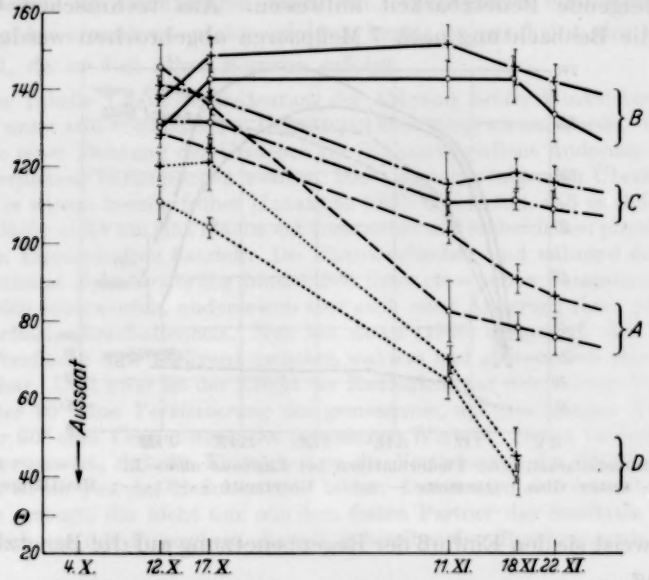

Abb. 3. Benetzbarkeit von Primärblättern bei *Triticum vulgare* Villars. Sorte: Peragis I Hochzucht. Aufzucht unter verschiedenen Umweltbedingungen: *A* im Freien; *B* im Gewächshaus; *C* unter Glasglocke; *D* im Dunkelraum. Oberseite — + —; Unterseite - - - O - - -.

gezogenen Pflanzen zeigten einen nur leichten Anstieg der Benetzbarkeit, indem die Randwinkelkurven schwach abfallen. Aus dem Vergleich dieser Kurven wird im Zusammenhang mit den vorhergehenden Beobachtungen klar, daß für die steigende Benetzbarkeit nach Beendigung der Blattstreckung im wesentlichen exogene Faktoren bestimmend sind. Unter diesen ragt besonders die Benetzung mit Regen heraus.

An dieser Stelle kann darauf verwiesen werden, daß die experimentell an *Triticum*-Keimpflanzen gewonnenen Werte über die Benetzbarkeit der Blattoberflächen in Übereinstimmung zu bringen sind mit einer pflanzengeographischen Tatsache. Es ist bekannt (McNair 1931, siehe dort Literatur), daß der Anteil der Pflanzenfamilien, die Wachs in ihren Blättern enthalten, in den Tropen am größten ist und zu den gemäßigten Zonen hin abfällt. Demgegenüber ist die klimatische Verbreitung der mehr Fettsäure führenden Gruppen von den Tropen über die Subtropen zu den gemäßigten Breiten hin ansteigend. In gleicher Tendenz ist das Oberflächenverhalten unserer *Triticum*-Blätter abhängig von Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen während der Aufzucht.

3. Die Benetzbarkeit bei verschiedener Kutikuladicke.

Nachdem die Abhängigkeit der Benetzbarkeit von äußeren Faktoren festgestellt war, schien es uns verlockend, ihre Größe bei verschiedener Kutikuladicke zu prüfen. Hierzu boten mehrere polyploide Pflanzen, deren vergrößertes Zellvolumen dickere Zellwände und dickere Kutikula mit sich bringt, geeignete Objekte[1]. Die Beobachtungen sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Tabelle 2. *Änderung der Oberflächenbenetzbarkeit mit dem Polyploidiegrad (in Grad Ruherandwinkel ± mittlere Fehler).*

		Polyploidiestufen			
		n	2n	4n	8n
Fagopyrum esculentum	Oberseite	—	59 ± 0,9	58,5 ± 1,5	—
	Unterseite	—	74 ± 2,1	69 ± 5,2	—
Antirrhinum majus Sippe 50	Oberseite	60 ± 1,4	62,5 ± 2,2	60,5 ± 0,8	—
	Unterseite	63,5 ± 3,3	61 ± 2,8	66,5 ± 1,8	—
Lythrum salicaria	Oberseite	—	60 ± 2,3	61 ± 0,8	57,5 ± 1,5
	Unterseite	—	71,5 ± 1,0	68 ± 4,2	67 ± 3,7
Pisum sativum	Oberseite	—	96,5 ± 4,0	102,5 ± 3,3	—
	Unterseite	—	128 ± 5,2	144 ± 4,6	—

Die Werte zeigen, daß eine Änderung der Polyploidiestufe, die eine Änderung der Kutikuladicke zur Folge hat, keinen Einfluß auf die Benetzbarkeit ausübt. Lediglich bei *Pisum* treten Erhöhungen an tetraploiden Pflanzen gegenüber den diploiden auf, die sich jedoch nur für die Blattunterseite und außerdem schwach sichern lassen. Die Benetzbarkeit als reines Oberflächenphänomen ist jedenfalls nicht von der Dicke der Kutikularauflagerung, sondern lediglich von der chemischen Natur und physikalischen Beschaffenheit derselben abhängig. Der Chemismus und die Oberflächenstruktur der Kutikularsubstanzen wurde in den von uns beobachteten Fällen durch Polyploidisierung augenscheinlich nicht beeinflußt.

Besprechung der Ergebnisse.

Auf Grund der vorstehenden Versuchsergebnisse und der Angaben der Literatur kommen wir zu folgender Vorstellung über die Änderung der Oberflächenverhältnisse auf Laubblättern im Laufe der Entwicklung:

Am Blatt vollzieht sich im Laufe der Ontogenie zunächst ein Absinken, später ein Ansteigen der Benetzbarkeit gegenüber Wasser. Diesen Veränderungen entsprechen auf- und abbauende Prozesse, die an der

[1] Die polyploiden Pflanzen von *Antirrhinum* und *Pisum* stellte mir in freundlicher Weise Herr Professor Straub zur Verfügung, *Fagopyrum* und *Lythrum* Herr cand. phil. K. Esser. Ich danke dafür bestens. — Die Messungen an haploidem *Antirrhinum* sind nur bedingt vergleichbar, da die Pflanzen vegetativ vermehrt waren und nicht aus der synchronen Aussaat stammten, wie die 2n- und 4n-Pflanzen.

Kutikula bzw. deren Auflagen ablaufen müssen. Der Chemismus und die Entstehung der epidermalen Auflagen des pflanzlichen Hautgewebes sind noch wenig untersucht (Paech 1948, Bonner 1950). Die jungen Epidermiszellen sind arm an Wachs und wachsartigen Substanzen (Hess und Mitarbeiter 1939). Erst bei der Entfaltung der Blätter findet allgemein die Wachsausscheidung statt (Cunze 1926). Diese erfolgt durch radiale, submikroskopische Kanäle in den tangentialen Epidermiswänden (Frey-Wyssling 1938). Die extrazellulären Wachsausscheidungen halten nur während des Wachstums an — eine Tatsache, die bei der Synthese sekundärer Pflanzenstoffe häufig beobachtet wird (Paech 1948). Chemisch handelt es sich bei den Epidermisauflagen um Gemische (Meyer 1938). Neben den Glyzerin-Estern (Fetten) treten solche mit einwertigen Alkoholen (Wachse) auf, sowie Kutine, über deren chemische Natur nur unzureichende Angaben vorhanden sind. Außerdem enthalten alle diese Auflagen in wechselnden Anteilen auch freie Fettsäuren (van Wisselingh 1925, Chibnall und Mitarbeiter 1938, Pollard und Mitarbeiter 1938, Kurtz 1950).

Nach Bikerman (1940) sind nun die physikalischen Eigenschaften, und damit auch die Größe des Randwinkels multimolekularer Oberflächen abhängig von der gesamten chemischen Zusammensetzung derselben. Es wird daher verständlich, daß das physikalisch-chemische Verhalten der Blattoberflächen durch das quantitative Verhältnis der einzelnen Komponenten bestimmt wird: je größer der Anteil an Estern (Fetten, Wachsen), um so lipophiler verhält sich die Oberfläche. Bei großem Anteil der freien Fettsäuren tritt der hydrophile Charakter mehr hervor. Nun beobachtete Pohl (1928, 1929) auf Blättern als Vorstufen des Wachses ein flüssiges, fettiges Öl, das unter Licht- und Sauerstoffeinwirkung allmählich „erstarrt" (vgl. Martens 1934 a, b). Die verschiedenartigen Formen der Ablagerung sind als Kristallisationsprodukte (Weber 1943) einer fortschreitenden Veresterung anzusehen. Wachsende Blätter werden daher rasch ärmer an freien Fettsäuren (Kurtz 1950). Unsere Beobachtung, daß junge Blätter absinkende Benetzbarkeit aufweisen, läßt sich also einfach so erklären: ihre Kutikula verarmt an freien Fettsäuren, die Blattoberfläche wird hydrophober.

Welches ist nun aber die physikalisch-chemische Grundlage für das hierauf einsetzende Steigen der Benetzbarkeit? Es ist bekannt, daß die Fähigkeit zur extrazellulären Wachsausscheidung bei den Pflanzen auf die jugendlichen Stadien begrenzt ist. Junge Blätter können mehrfach die entfernte Schicht ersetzen, solange die Wachstumsfähigkeit nicht erloschen ist (Cunze 1926). Mit der Einstellung der „Regeneration" treten neue wirksame Faktoren an den Oberflächen auf: die in dem Gemisch immer vorhandenen freien Fettsäuren gehen in ihre Alkali-Salze über, die Seifen darstellen. Dabei sind die kutikulären Exkretionen

wirksam, deren alkalische Reaktion bereits ARENS (1934) zeigen konnte. Außerdem können bei den guttationsfähigen Pflanzen die Salze der Tropfenausscheidung einen verseifenden Einfluß ausüben, den schon CURTIS (1943) als Hypothese zur Erklärung von Guttationsschäden an der Epidermis annimmt. Die entstehenden Seifen stellen Dipolmoleküle dar. Sie sind zwischen der lipophilen Oberfläche und dem auffallenden Wasser grenzflächenaktiv. Sie wirken damit infolge ihrer ausgesprochen zweiseitigen Oberflächenaktivität als Emulgatoren (WOLF 1943) und erreichen die gleiche Wirkung wie aufgebrachte Netzmittel (ZIEGENSPECK 1942, LINSKENS 1951).

Die Salzbildung aus Fettsäuren und Alkalien und der dadurch bedingte Aufbau eines dipolaren Oberflächenfilmes erklärt also gut die Erhöhung der Benetzbarkeit. Daneben kann die Bildung von „Haftspuren" (v. EICHBORN 1944) infolge von Lösungsrückständen zu der Erscheinung beitragen. Und schließlich muß die Feststellung von LANGMUIR (1938), wonach Wassertropfen auf monomolekularen Filmen die Tendenz haben, die aktiven Gruppen an sich heranzuziehen, und so eine Orientierung der Moleküle bedingen, zur Erklärung herangezogen werden.

Wir dürfen annehmen, daß die Blattoberfläche infolge der dauernden und wechselnden Benetzung mit atmosphärischen Niederschlägen Teile der grenzflächenaktiven, monomolekularen Dipolschicht verliert. Da jedoch während der Vegetationsperiode infolge kutikulärer Exkretion und Guttation laufend Alkalien nachgeliefert werden, bleiben die Oberflächenverhältnisse durch fortschreitende Seifen-Bildung mehr oder weniger gleichförmig. LAUSBERG (1935) weist bereits darauf hin, daß die ausgeschiedenen Salzmengen in der Hauptvegetationszeit viel höhere Werte aufweisen müssen als im Herbst. Gegen Ende der Vegetationsperiode läßt also der Nachschub an Alkalien nach. Damit läßt sich nun der leichte Anstieg unserer Randwinkelkurven gegen Ende der Vegetationsperiode deuten; infolge der starken Niederschläge und des fehlenden Nachschubs an Alkalien werden Lücken im Oberflächenfilm der verseiften Fettsäuren entstehen. Der hydrophobe Charakter nimmt wieder zu, und die Benetzbarkeit sinkt ganz allmählich wieder ab.

Abschließend möchten wir noch auf den Zusammenhang von Benetzungsverhalten einerseits und Kutikulartranspiration bzw. Infektionsverhalten andererseits hinweisen. HÄRTEL (1950) deutet die Beziehung zwischen Benetzbarkeit und Transpirationsgröße der Kutikula an. Die Größe der Kutikulartranspiration kann aus dem Regulationsmechanismus der Kutikula auf Grund ihres Ampholytcharakters erklärt werden. Sicherlich spielen bei der Änderung der Diffusionswiderstände im Porenmechanismus infolge von Quellungsprozessen auch die jahreszeitlich verschiedenen Zustände der epidermalen Auflagerungen eine bedeutende Rolle. Leider haben wir keine jahreszeitlichen Benetzbarkeitskurven an Coniferennadeln ermittelt, für die neuerdings (EISENZOPF 1951 an *Picea omorica*) ein Jahresgang der

Kutikulartranspiration bekannt ist. Dieser weist, ebenso wie der der kutikularen Wasseraufnahme, einen deutlichen Rhythmus auf mit einem Maximum im Winter und weiteren Maxima im April und Juli.

Die pflanzliche Oberhaut ist, worauf Gäumann (1946) hingewiesen hat, ein wesentlicher Faktor für die Resistenz zahlreicher Pflanzen gegen das Eindringen pathogener Pilze. Die peripheren Abdichtungsschichten sind so die Träger der Resistenz: das Haften der Infektionstropfen wird mittelbar von dem akuten Benetzbarkeitsverhalten bestimmt. Auch hier wären vergleichende Beobachtungen zwischen Infektionsverhalten und Benetzbarkeit der Wirtsoberflächen am Platze.

Zusammenfassung.

1. Neben der räumlichen Verschiedenheit der Benetzbarkeit von Blattoberflächen kann auch für die Ontogenese eine Änderung des Adhäsionsverhaltens gegenüber Wasser mit Hilfe von Randwinkelmessungen ermittelt werden. Die Benetzbarkeit sinkt während der Zeit rascher Blattstreckung und steigt am ausgewachsenen Blatt während der Alterung.

2. Exogene Faktoren (Wasserbenetzung, Luftfeuchtigkeit, Temperatur) bestimmen die Benetzbarkeitsänderung am Blatt.

3. Die Dicke der Kutikula ist für die Größe der Benetzbarkeit nicht maßgebend.

4. Die festgestellte Veränderung wird auf zwei chemisch-physikalische Umbildungsvorgänge an der Blattoberfläche zurückgeführt. Am jugendlichen Blatt werden laufend freie Fettsäuren verestert, und die dabei entstehenden Fette und Wachse bedingen ein Ansteigen des hydrophoben Charakters der Blattoberfläche und ein Absinken der Benetzbarkeit. Nach Abschluß der Blattstreckung verstärkt sich ein Seifen-Bildungsprozeß, der zum Aufbau eines dipolaren Oberflächenfilmes führt; die Folge davon ist ein Ansteigen der Benetzbarkeit.

5. Es wird auf die Bedeutung der erfaßten Vorgänge für die Kutikulartranspiration und die Resistenz gegen Pilzbefall hingewiesen.

Literatur.

Adam, N. K.: The Physics and Chemistry of Surfaces. London 1946. — Arens, K.: Die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. Jb. Bot. **80**, 248 (1934). — Bikerman, J. J.: Contact angles of „built-up" multilayers. Trans. Faraday Soc. **36**, 412 (1940). — Bonner, J.: Plant Biochemistry. New York 1950. — Chibnall, A. C., S. H. Piper, A. Pollard, J. B. Smith and E. F. Williams: The wax constituents of the apple cuticle. Biochemic. J. **25**, 2095 (1931). — Cunze, R.: Untersuchungen über die ökologische Bedeutung des Wachses im Wasserhaushalt der Pflanzen. Beih. Bot. Cbl. **42** (I), 160 (1926). — Curtis, L. C.: Deleterious effects of guttated fluids on foliage. Amer. J. Bot. **30**, 778 (1943). — Eichborn, J. L. v.: Zum gegenseitigen Haften räumlich nicht mischbarer Stoffe. II. Kolloid-Z. **109**, 62 (1944). — Theorie der kapillaren Flüssigkeitsformen und ihrer Randlinien seit 150 Jahren. Kolloid-Z. **112**, 141 (1949). — Eisenzopf: Diss. Graz 1951 (auf Grund brieflicher Mitteilung von Herrn Dr. O. Härtel, unveröffentlicht). — Fogg, G. E.: Diurnal fluctuation in a physical property of leaves by water. Nature (Lond.) **154**,

515 (1944). — Quantitative studies on the wetting of leaves by water. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **134**, 503 (1947). — Adhesion of water to the external surfaces of leaves. Discuss. Faraday Soc. **3**, 162 (1948). — Frey-Wyssling, A.: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin 1938. — Gäumann, E.: Pflanzliche Infektionslehre. Basel 1948. — Härtel, O.: Neues über die Kutikulartranspiration. Ber. dtsch. bot. Ges. **63** (31) (1950). — Hess, K., W. Wergin, H. Kiessig, W. Engel u. W. Philippoff: Untersuchungen über die Ontogenese und den chemischen Aufbau der pflanzlichen Zellwand. Naturwiss. **37**, 622 (1939). — Kurtz jr., E. B.: The relation of the characteristics and yield of wax to plant age. Plant Physiol. **25**, 269 (1950). — Langmuir, I.: Overturning and anchoring of monolayers. Science (Lancaster, Pa.) **87**, 493 (1938). — Lausberg, Th.: Quantitative Untersuchungen über die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. Jb. Bot. **81**, 769 (1935). — Linsbauer, K.: Die Epidermis, In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. IV, 1. Abt., Teil 2. Berlin 1930. — Linskens, H. F.: Quantitative Bestimmung der Benetzbarkeit von Blattoberflächen. Planta (Berl.) **38**, 591 (1950). — Über die Änderung der Benetzbarkeit von Blattoberflächen nach Spritzungen. Z. Pflanzenkrankh. **58**, 327 (1951). — Änderung der Oberflächenbenetzbarkeit während der Blattentwicklung. Naturwiss. **39**, 65 (1952). — Martens, P.: Recherches sur la cuticule. III. Protoplasma (Berl.) **20**, 483 (1934a). — Recherches sur la cuticule. IV. Cellule **43**, 289 (1934b). Zit nach Frey-Wyssling 1938. — McNair, J. B.: Some properties of plant waxes in relation to climate of habitats. Amer. J. Bot. **18**, 518 (1931). — Meyer, M.: Die submikroskopische Struktur der kutinisierten Zellmembran. Protoplasma (Berl.) **29**, 552 (1928). — Osterhof, H. J., u. F. E. Bartell: Über Benetzungstypen und die Beziehung zwischen Benetzungsgrad und Adhäsionsspannung. J. physiol. Chem. **34**, 1399 (1930). — Paech, K.: Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1950. — Pohl, F.: Über die physikalische Beschaffenheit des Wachses bei seinem Erscheinen auf der Epidermis. Planta (Berl.) **6**, 526 (1928). — Ölüberzüge verschiedener Pflanzenorgane, besonders der Blüten. Jb. Bot. **70**, 565 (1929). — Pollard, A., A. C. Chibnall and S. H. Piper: The wax constituents of forage grasses I. Biochemic. J. **25**, 2111 (1931). — Weber, E.: Über die Optik und Struktur der Pflanzenwachse. Ber. schweiz. bot. Ges. **52**, 111 (1942). — Wilcoxon, F., and A. Hartzell: Some factors affecting the efficiency of contact insecticides. I. Contrib. Boyce Thompson Inst. **3**, 1 (1931). — Wisselingh, C. van: Die Zellmembran. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. III/2. Berlin 1925. — Wolf, K. L.: Theoretische Chemie, Teil 3. Leipzig 1943. — Ziegenspeck, H.: Zur physikalischen Chemie unbenetzbarer, besonders bewachster Blätter. Kolloid-Z. **100**, 401 (1942).

Dr. H. F. Linskens, Köln-Riehl, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 41, S. 52—58 (1952).

Aus der Bundesforschungsanstalt für Lebensmittelfrischhaltung in Karlsruhe.

ASCORBINSÄURE-SYNTHESE IN GEWEBESCHNITTEN.

Von

ERWIN WINTER.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. April 1952.)

Beobachtungen an Endivie- und Spargelpflanzen hatten gezeigt, daß der Gehalt abgeschnittener Teile an Ascorbinsäure (Asc.) innerhalb von 24 Std sehr stark zunahm (WINTER, 1952). Ähnliche Erscheinungen waren schon früher von GUTHRIE (1937) an Kartoffeln festgestellt worden. Da dieser Vorgang geeignet erschien, Einblicke in die bisher wenig geklärte Rolle der Asc. im Pflanzenstoffwechsel zu gewähren, wurde er an den genannten und anderen Pflanzen näher untersucht. Als Versuchsobjekt wurden hierbei dünne Scheiben der Proben verwendet, weil diese einen stärkeren Effekt erwarten ließen und zur Erzielung übereinstimmender Ausgangswerte besser geeignet waren als größere Pflanzenteile.

Methodisches.

Die Versuche wurden mit den genutzten Teilen verschiedener Gemüsepflanzen ausgeführt und zwar Endivie (*Cichorium endivia var. latifolium*), Spargel (*Asparagus officinalis*), Kartoffel (*Solanum tuberosum*), Möhre (*Daucus carota*) und Weißkohl (*Brassica oleracea var. capitata alba*).

1. Behandlung. Die Gewebeschnitte wurden durch Zerschneiden einer möglichst einheitlichen Probe mit einem rostfreien Messer, bei einigen Versuchen auch mit einem Mikrotom, hergestellt. Das Zerschneiden wurde so rasch ausgeführt, daß es innerhalb 1 min beendet war. Das Material stammte je Versuch von einer einzigen Pflanze, die nicht länger als 1 Std vorher geerntet worden war, mit Ausnahme der Kartoffel, welche 3 Monate bei + 15° C gelagert hatte. Bei der Endivie wurde die Blattmittelrippe bzw. die Blattspreite ohne Mittelrippe, beim Spargel der junge Stengeltrieb ohne Spitze und Basis, beim Weißkohl die Blattmittelrippe, bei der Möhre die Wurzel und bei der Kartoffel die Knolle ohne Schale in Scheiben von etwa 1 mm Dicke quer zerschnitten. Diese wurden bei den Versuchen *ohne* Wässerung auf dem Boden von 8 Petrischalen verteilt, die Schalen mit einem Deckel verschlossen und die Proben nach verschiedenen Zeiten analysiert. Der Gewichtsverlust betrug nach 10 Std etwa 10%, nach 30 Std etwa 20%. Bei den Versuchen *mit* Wässerung wurden die Schnitte in die 10fache Menge m/500 Calciumchloridlösung gebracht und mittels einer Glasfritte belüftet. Nach 1—2stündiger Vorbehandlung bei 3maligem Wechsel der Lösung wurden die Schnitte zwischen Filterpapier abgetrocknet und auf 4—8 Einzelproben verteilt, mit denen gleichzeitig der eigentliche Versuch in entsprechender Weise wie bei der Vorbehandlung, jedoch ohne Lösungswechsel, begonnen wurde. Die Temperatur der Lösungen betrug 18—22° C. Die Vorbehandlung geschah im Dunkeln, die Verarbeitung der

Proben bei schwachem roten Licht. Die eigentlichen Versuche wurden im Dunkeln, bei zerstreutem Tageslicht und im Licht einer 500 Watt-Glühlampe ausgeführt. Das Lampenlicht wurde durch eine 70 mm dicke Wasserschicht gefiltert. Die Beleuchtungsstärke im Tages- und Glühlampenlicht war annähernd gleich und betrug etwa 2000 Lux.

2. Analyse. Die Asc. wurde durch Titration in metaphosphorsaurer Lösung mit Dichlorphenolindophenol bestimmt, das Gesamtvitamin C (Vic.) in derselben Weise nach Reduzieren der Dehydroascorbinsäure (Deh.) mit Schwefelwasserstoff unter Zusatz von Bleiacetat und Quecksilberacetat. Nach Oxydation der Asc. bzw. Kondensation mit Formaldehyd war kein restliches Reduktionsvermögen mehr vorhanden, so daß angenommen werden konnte, daß neben Asc. keine anderen

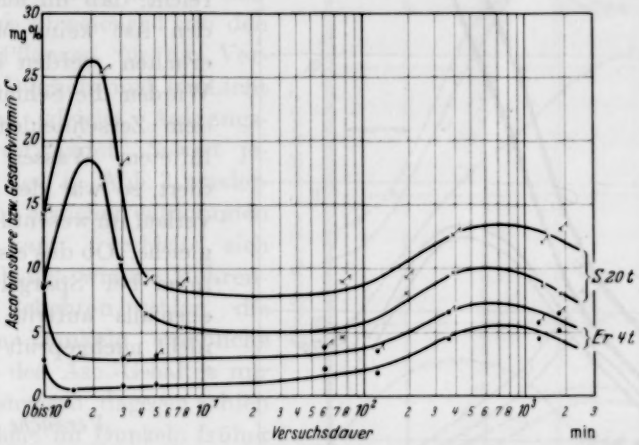

Abb. 1. Endivie (*Er*) und Spargel (*S*) bei Tageslicht, ungewässert. Nacht von Minute 500—1000. Jeweils die untere Kurve Asc., die obere (Punkte mit Fahnen) Vic.

dichlorphenolindophenolreduzierenden Stoffe anwesend waren. Alle Analysenwerte wurden auf das Frischgewicht zu Beginn des Versuches bezogen. Die Streuung des Asc.-Gehaltes der einzelnen Proben zu Beginn des Versuches betrug $\pm$ 2—5%.

Versuche mit ungewässerten Schnitten.

Die Änderung des Asc- und Vic.-Gehaltes bei Endivie und Spargel im Tageslicht im Verlauf von 30 Std ist in Abb. 1 dargestellt. Bei Endivie erfolgte innerhalb 1—2 min nach dem Zerschneiden eine rasche Abnahme auf weniger als die Hälfte des Anfangsgehaltes, an die sich eine langsame Zunahme anschloß. Nach einigen Stunden wurde der Anfangsgehalt wieder erreicht. Die Zunahme setzte sich jedoch darüber hinaus weiter fort, so daß sich schließlich die doppelten und höhere Asc.-Gehalte als zu Beginn ergeben konnten. Die Kurven für den Asc.- und Vic.-Gehalt verliefen annähernd parallel, der Gehalt an Deh. veränderte sich demnach während des Versuches nur wenig.

Bei Spargel war der Kurvenverlauf, wie Abb. 1 erkennen läßt, im allgemeinen ähnlich, jedoch stieg hier der Asc.-Gehalt in den ersten

1—2 min nach dem Zerschneiden rasch auf den doppelten Wert an, um innerhalb der nächsten Minuten wieder unter den Anfangswert abzusinken.

Bei wiederholten Versuchen ergaben sich entsprechende Kurven, jedoch konnte das Minimum bei verschiedenen Zeiten zwischen 2 und 200 min, das nachfolgende Maximum zwischen 200 und 2000 min durchlaufen werden. Das erste Maximum bei Spargel wurde stets so rasch erreicht, daß im aufsteigenden Ast keine Meßwerte erhalten werden konnten. Wurden die Schnitte nach dem Zerschneiden in belüftetem Wasser suspendiert, so war der Kurvenverlauf im wesentlichen der gleiche. Ob das erste Maximum bei Spargel hierbei ebenfalls auftritt, konnte nicht nachgeprüft werden.

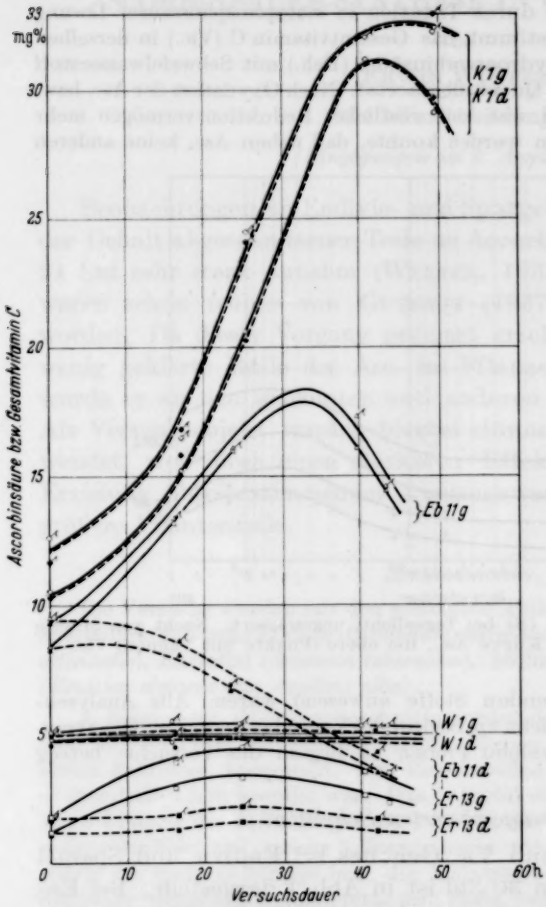

Abb. 2. Endivie (*Er* Blattrippe, *Eb* Blatt ohne Rippe), Kartoffel (*K*) und Weißkohl (*W*) im Dunkeln (*d* --------), sowie im Glühlampenlicht (*g* ———), gewässert. Jeweils die untere Kurve Asc., die obere (Punkte mit Fahnen) Vic.

Versuche mit gewässerten Schnitten.

Den Versuchen an gewässerten Schnitten ging die erwähnte Vorbehandlung von 1—2 Std voraus, so daß hier der Versuchsbeginn stets nach einem durchlaufenen Minimum des Asc.-Gehaltes lag. Bei der Vorbehandlung ging $^1/_4$—$^1/_2$ der ursprünglich vorhandenen Asc.-Menge verloren.

1. Grüne Pflanzenteile. Der Verlauf der Veränderungen war bei den Mittelrippen und der Blattspreite ohne Rippe von Endivie im großen ganzen ähnlich, wie aus Abb. 2 zu ersehen ist. Im Dunkeln trat nach anfänglichem Gleichbleiben oder geringer Zunahme des Asc.-Gehaltes eine allmähliche Abnahme ein, während im Glühlampenlicht eine erheb-

liche Zunahme erfolgte, die erst nach 25—35 Std in eine Abnahme überging. Der Vic.-Gehalt lief dem Asc.-Gehalt etwa parallel. Tageslicht wirkte ähnlich wie künstliches Licht.

2. Clorophyllfreie Pflanzenteile. Bei Möhrenwurzeln erfolgte schon im Dunkeln eine erhebliche Zunahme des Asc.-Gehaltes, die sich durch Belichten weiter erhöhte, wie aus Abb. 3 hervorgeht. Der Gehalt an Deh. änderte sich nur wenig. Bei Spargel, der sehr wechselnde ursprüngliche Asc.-Gehalte aufwies, wurde abweichend von den anderen Pflanzen für die Versuche im Dunkeln und im Licht nicht das gleiche Ausgangsmaterial verwendet. Soweit jedoch aus den in Abb. 3 wiedergegebenen Versuchen entnommen werden kann, verhielt sich Spargel ähnlich wie die Möhrenwurzel. Belichten schien die schon im Dunkeln erhebliche Zunahme des Asc.-Gehaltes nur wenig zu steigern, dagegen schien die Zunahme im Dunkeln früher in eine Abnahme überzugehen als im Licht. Bei der Kartoffel (Abb. 2) war Glühlampenlicht ohne erkennbaren Einfluß auf die Asc.-Zunahme, welche im übrigen hier besonders stark war. Die rein weißen Rippen von Weißkohlblättern zeigten weder im Licht noch im Dunkeln eine merkliche Veränderung ihres Asc.- und Vic.-Gehaltes (Abb. 2). Das Maximum des Asc.-Gehaltes wurde bei den meisten Versuchen nach 30—40 Std erreicht.

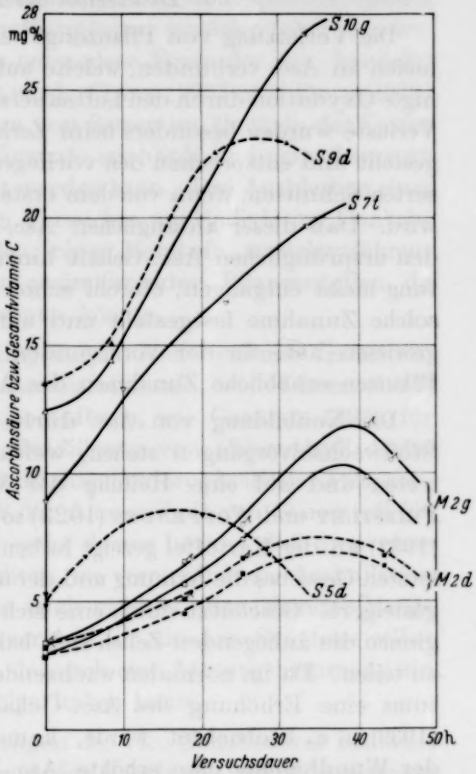

Abb. 3. Möhre (*M*) und Spargel (*S*) im Dunkeln (*d* ------), Glühlampenlicht (*g* ———) und Tageslicht (*t*———), gewässert. Nacht bei dem letzteren von Stunde 10—18. Jeweils die untere Kurve Asc., die obere (Punkte mit Fahnen) Vic.

3. Verlauf bei Luftmangel. Wurden die Proben nicht belüftet, so trat bei den chlorophyllfreien Pflanzenteilchen keine Zunahme, sondern Gleichbleiben oder Abnahme des Asc.-Gehaltes ein. Bei Endivierippen nahm jedoch der Asc.-Gehalt im Licht trotz Luftmangel noch zu, wenn auch weniger stark als bei Belüftung. Der Deh.-Gehalt vergrößerte sich dabei manchmal mehr als der Asc.-Gehalt, so daß die beiden Kurven

unter diesen besonderen Bedingungen divergieren konnten. Im Dunkeln trat ohne Belüftung sofort eine langsame Abnahme des Asc.-Gehaltes ein, während der Gehalt an Deh. sich nicht merklich änderte.

Diskussion der Ergebnisse.

Die Verletzung von Pflanzengewebe ist häufig mit erheblichen Verlusten an Asc. verbunden, welche auf eine meist enzymatisch beschleunigte Oxydation durch den Luftsauerstoff zurückgeführt wird. Derartige Verluste wurden besonders beim Zerkleinern von Analysenproben festgestellt und entsprechen den vorliegenden Beobachtungen an ungewässerten Schnitten, wenn von dem ersten Maximum bei Spargel abgesehen wird. Daß dieser anfänglichen Asc.-Abnahme eine Zunahme bis über den ursprünglichen Asc.-Gehalt hinaus folgen kann, ist einer Beobachtung meist entgangen, obwohl schon GUTHRIE (1937) wie erwähnt eine solche Zunahme festgestellt und auf die Verletzung als Ursache hingewiesen hat. In der vorliegenden Arbeit wurden auch bei anderen Pflanzen erhebliche Zunahmen des Asc.-Gehaltes beobachtet.

Die Neubildung von Asc. dürfte im Zusammenhang mit anderen Stoffwechselvorgängen stehen, welche als Folge einer Verletzung auftreten und auf eine Heilung der Wunde hinzielen. Wie besonders PRIESTLEY und WOFFENDEN (1923) sowie STEWART, WRIGHT und BERRY (1932) an der Kartoffel gezeigt haben, ist in der Nachbarschaft des verletzten Gewebes die Atmung und der übrige Stoffwechsel außerordentlich gesteigert. Geschützt durch eine sich rasch bildende Suberinschicht beginnen die anliegenden Zellen sich bald unter Bildung von Wundgewebe zu teilen. Da im normalen wachsenden Gewebe vor Beginn des Wachstums eine Erhöhung des Asc.-Gehaltes eintritt, wie von NEUBAUER (1939) u. a. beobachtet wurde, kann vermutet werden, daß auch bei der Wundheilung eine erhöhte Asc.-Konzentration zur Einleitung des neuen Wachstums erforderlich ist. Trifft diese Annahme zu, so muß eine Asc.-Zunahme in der Nachbarschaft verletzten Gewebes ganz allgemein erwartet werden, wenn sie nicht durch sekundäre Einflüsse wie Mangel an Oxydationsschutzstoffen, Fehlen einer Schutzschicht oder Wirkung freigewordener Oxydasen verhindert wird.

Wie unter anderen MOLDTMANN (1939) sowie SEYBOLD und MEHNER (1948) festgestellt haben, begünstigt Licht die Asc.-Bildung in Pflanzen. Dies trifft, wie WEBER (1940) gezeigt hat, auch für chlorophyllfreie Pflanzen zu. Diurnale Schwankungen des Asc.-Gehaltes als Folge der Belichtung treten jedoch nach PLATENIUS (1945) nicht oder nur in geringem Ausmaß ein, sei es, daß die Pflanze einen konstanten Asc.-Gehalt aufrechterhält oder überschüssige Mengen weiterleitet. Nur in stark wachsendem — und wie die vorliegenden Versuche zeigen, auch in ver-

letztem — Gewebe scheint der Lichteinfluß zu einer wesentlichen Erhöhung der Asc.-Konzentration zu führen.

Das verschiedene Verhalten der einzelnen Pflanzenteile im Licht und im Dunkeln sowie die rasche Neubildung im ersten Maximum bei Spargel kann auf die Anwesenheit einer Asc.-Vorstufe in den Speicherorganen bzw. in den von diesen versorgten Keimlingen zurückgeführt werden. Es kann sich hierbei auch um eine gebundene Form der Asc. handeln, aus der diese bei Bedarf freigemacht wird. CLARK (1937) und REID (1938) haben gezeigt, daß sich beim Keimen von Samen im Dunkeln der Vorrat an einem Reservestoff oder einer Vorstufe erschöpft und neue Asc. vom Keimling nur im Licht synthetisiert werden kann. Das Ausbleiben einer Asc.-Zunahme bei den vorliegenden Versuchen an Endivie im Dunkeln wäre entsprechend auf das Fehlen einer Vorstufe zurückzuführen. Möglicherweise fehlt diese in allen assimilierenden Pflanzenteilen, da hier eine Reserve überflüssig erscheinen könnte.

Welcher Stoff die Lichteinwirkung auf die Asc.-Synthese vermittelt, muß zunächst offenbleiben. Es kann Carotin sein, wie WEBER (1940) wahrscheinlich gemacht hat, oder Lactoflavin, wie GALSTON (1950) für andere Vorgänge vermutet. Eine Beteiligung von Chlorophyll dürfte wegen der beobachteten Lichtempfindlichkeit chlorophyllfreier Pflanzenteile kaum in Frage kommen. Daß die Anwesenheit von Sauerstoff für die Asc.-Neubildung notwendig ist, geht daraus hervor, daß diese ohne Belüftung ausbleibt, außer bei Endivie, wo vermutlich die Assimilation den erforderlichen Sauerstoff, wenn auch nicht in ausreichender Menge liefert. Die Notwendigkeit von Sauerstoff für die Asc.-Synthese selbst folgt daraus allerdings noch nicht, da auch eine Atmungshemmung ein Aufhören der Asc.-Bildung zur Folge haben kann.

An den beobachteten Veränderungen des Vic.-Gehaltes war fast ausschließlich die Asc. beteiligt, während der Gehalt an Deh. nur geringen Änderungen unterlag. Bei Berücksichtigung der Streuungen der Versuchswerte lassen sich die vorliegenden Ergebnisse sowohl mit einem Gleichbleiben des Deh.-Gehaltes als auch des Verhältnisses Asc. zu Deh. in Einklang bringen. Das letztere müßte erwartet werden, wenn das Asc.-Deh.-Redoxsystem an der Endoxydation bei der Atmung beteiligt wäre.

Zusammenfassung.

1. In Gewebeschnitten verschiedener Pflanzen trat eine Zunahme des Ascorbinsäuregehaltes ein, welche nach 20—40 Std in eine Abnahme überging. Es wurden maximal die 3fachen Ausgangswerte erreicht. Der Gehalt an Dehydroascorbinsäure änderte sich nicht oder nur in geringem Maße.

2. Die Zunahme des Ascorbinsäuregehaltes wurde in chlorophyllfreien Speicherorganen nur mäßig oder gar nicht, in grünen Pflanzenteilen jedoch stark durch Belichten begünstigt. Bei den letztgenannten fand im Dunkeln praktisch keine Zunahme statt.

3. Bei Spargeltrieben trat nach Herstellen der Schnitte innerhalb weniger Minuten eine schnell vorübergehende starke Erhöhung des Ascorbinsäuregehaltes auf.

4. Die Versuche ließen darauf schließen, daß es sich bei der beobachteten Zunahme um eine ziemlich allgemein auftretende Reaktion des Pflanzengewebes handelt, welche mit der Verletzung und dem dadurch gesteigerten Stoffwechsel in Zusammenhang steht.

Literatur.

Clark, W.: Bot. Gaz. **99**, 116 (1937). — Galston, A.: Bot. Review **16**, 361 (1950). — Guthrie, J.: Contrib. Boyce Thompson Inst. **9**, 17 (1937). — Moldtmann, H.: Planta (Berl.) **30**, 297 (1939). — Neubauer, M.: Protoplasma (Berl.) **33**, 345 (1939). — Platenius, H.: Plant Physiol. **20**, 98 (1945). — Priestley, J., and L. Woffenden: Ann. Appl. Bot. **10**, 96 (1923). — Reid, M.: Amer. J. Bot. **25**, 701 (1938). — Seybold, A., u. H. Mehner: Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. Nr 10 **1948**. — Stewart, F., R. Wright and W. Berry: Protoplasma (Berl.) **16**, 576 (1932). — Weber, F.: Protoplasma (Berl.) **34**, 134 (1940). — Winter, E.: Z. Lebensm.-Unters. u. Forsch. **94**, 414 (1952).

Dr. E. Winter, Karlsruhe, Kaiserstr. 12,
Bundesforschungsanstalt für Lebensmittelfrischhaltung.

Planta, Bd. 41, S. 59—63 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Darmstadt.

PHYSIOLOGISCHE WIRKUNGEN KLEINSTER SAUGKRÄFTE*.

Kurze Mitteilung.

Von

WALTER KAUSCH.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 16. Februar 1952.)

In jüngster Zeit verstärkt sich die Neigung, *kleinsten Saugkräften physiologische Bedeutung* zuzusprechen (HUBER 1951), nachdem schon seit langem H. WALTER die Ansicht vertreten hat, daß die Pflanzenwurzeln bei der Wasseraufnahme aus dem Boden nur sehr niedrige Bodensaugkräfte (höchstens wenige Atmosphären) überwinden könnten (WALTER 1926). Die theoretische Schlußfolgerung WALTERs fand später eine Stütze in den mit dem Tensiometer gefundenen Werten. Der Meßbereich des Tensiometers (1 Atm.) genügt nämlich im allgemeinen, um schon in geringer Bodentiefe (10—30 cm) die jährlichen Schwankungen der Bodensaugkraft und den Welkungspunkt der untersuchten Pflanzen zu erfassen (ROGERS 1935, STOECKELER 1940, FLEISCHHAUER-BINZ 1949).

Physiologische Wirkungen kleinster Saugkräfte ($^1/_{400}$ Atm.) diskutieren neuerdings HUBER und MERKENSCHLAGER in einer in dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit (1951). Sie gehen von der Erfahrung der Praxis aus, daß im Jakobsen-Keimgerät die Samen verschieden rasch keimen, wenn ihr Keimbett aus Filtrierpapier in verschiedener Höhe über der Wasserfläche liegt, von der aus es durch einen Docht aus Filtrierpapier befeuchtet wird. HUBER und MERKENSCHLAGER (1951, Fig. 1) benützen abweichend in ihrer als Tensiostat bezeichneten Apparatur als Keimbett in einen Trichter gepreßten Bildhauerton, der durch ein mehr oder weniger langes Glasrohr mit dem Wasserreservoir in Verbindung steht. Das gesamte Innere des Rohres ist hierbei bis zum Ton mit Wasser gefüllt, wodurch erreicht wird, daß auf dem Leitungsweg kein Verdunstungsverlust eintritt. Trotz der Veränderung der Anordnung ergeben sich die gleichen großen Verzögerungen der mittleren Keimdauer schon bei sehr geringfügigen Erhöhungen der Hubhöhe zwischen 0 und 10 cm Niveaudifferenz. HUBER und MERKENSCHLAGER finden, daß diese Verzögerung der Keimung primär auf eine *Beeinflussung der Quellung* zurückzuführen ist, und sie schreiben diesen Einfluß den durch die verschiedenen Hubhöhen ausgedrückten verschiedenen Saugkräften zu.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Unsere eigenen Erfahrungen mit dem Tensiometer erlauben eine andere, weitergehende Deutung. In einer soeben erschienenen Arbeit (STOCKER und KAUSCH 1952) wird gezeigt, daß das Tensiometer *nicht die wahre Bodensaugkraft* mißt, sondern einen geringeren Wert; es stellt sich nämlich zwischen Tonzelleninhalt und Boden ein stationäres Feuchtegefälle ein, so daß die Wasserbewegung schon bei einer Tensiometerspannung (Unterdruck) aufhört, die geringer als die Bodensaugkraft ist. Außerdem werden bei ansteigendem Unterdruck im Tensiometer die Menisken in die poröse Tonwand hineingezogen, wodurch ein hoher Übergangswiderstand zwischen Tonzelle und Boden entsteht. Die Nachleitung aus dem gefüllten Manometersystem in den Boden wird also nicht durch den Unterdruck in der Tonzelle, sondern durch den großen Reibungswiderstand zwischen Tonwand und Boden zum Stillstand gebracht.

Da im HUBER-MERKENSCHLAGERschen Tensiostaten als Keimbett Bildhauerton benutzt wurde, sind bei ihm dieselben Bedingungen wie bei der Tonzelle gegeben; und die von HUBER und MERKENSCHLAGER bewiesene Beeinflussung der Quellungsgeschwindigkeit durch die Hubhöhe darf *nicht* einfach als *Saugkraftwirkung* betrachtet werden. Ist nämlich die *Hubhöhe* verschwindend klein gegenüber der möglichen *Steighöhe* des kapillaren Hohlraumsystems des Tonkörpers, dann treten die Wassermenisken aus dessen Oberfläche heraus und vereinigen sich zu einem einheitlichen Wasserfilm; bei steigender Hubhöhe dagegen werden die Menisken mehr und mehr in den Ton hineingezogen. Das Ausmaß dieses Vorgangs wird durch die Größe der Poren und die Beschaffenheit der Tonoberfläche bestimmt, was man bereits durch einfache Beobachtung verfolgen kann. Quantitativ läßt sich die Menge des bei Vergrößerung der Saugspannung in die Poren zurückgesaugten Wassers an einem Tensiometer mit beweglichem Manometerschenkel und an Luft grenzender Tonzelle bestimmen. Wenn man von ausgeglichenem Meniskenstand im Manometer ausgehend durch Senken des beweglichen Manometerschenkels eine Saugspannung anlegt, dann sinkt auch der Meniskus des festen Schenkels um ein bis mehrere Zentimeter. Dies bedeutet, daß die Samen auf dem Filtrierpapier des Tensiostaten nicht mehr mit ihrer ganzen Auflagefläche an das Kapillarwasser grenzen, und daß sie dieses großenteils nur an den schmalen Meniskensäumen berühren, wodurch erhebliche *Nachleitschwierigkeiten* entstehen.

Unter diesen Umständen ist auch der Betrag der *Verdunstung* von Filtrierpapier und Samen nicht ohne Bedeutung. Ein Versuch mit unserem Tensiostatenmodell ergab einen Verdunstungsverlust von etwas über 1 g in 3 Tagen. Ein ähnlicher Verdunstungsverlust in den MERKENSCHLAGERschen Versuchen ist sehr wahrscheinlich. Es sei aber darauf hingewiesen, daß die Verdunstung der Samen und des Filtrierpapiers

mit dieser Zahl nicht richtig erfaßt wird, da durch fortgesetzte Kondensation an der übergedeckten Petrischale das Wasserdampfgleichgewicht dauernd zuungunsten der Samen bzw. Gelatinescheibchen gestört ist.

Direkt läßt sich die Richtigkeit unserer Vorstellung beweisen, wenn man im Tensiostaten statt des Tonkörpers ein so dünnes und engmaschiges Drahtnetz verwendet, daß die Menisken nicht wesentlich nach unten ausweichen können.

Zu diesem Zweck wurden 2 Glasrohre mit 4 cm Durchmesser mittels einer Messingmanschette zusammengefügt, und zwischen sie mit Piceïn ein Drahtnetz von 0,1 bzw. 0,2 mm Maschenweite eingekittet. Nachdem die Rohre in Bechergläsern

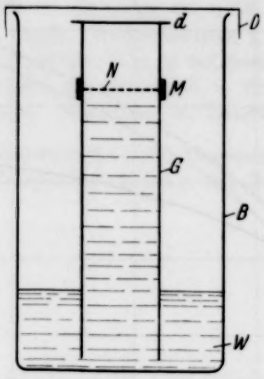

Abb. 1. Tensiostat ohne Nachleitwiderstand. *B* Becherglas; *D* (*d*) Deckplatte; *G* Glasrohr; *N* Drahtnetz; *W* Wasser; *M* Manschette.

vollkommen unter Wasser getaucht und alle Luftblasen entfernt waren, wurde durch Senken des Wasserspiegels im Becherglas auf die gewünschte Hubhöhe eingestellt (Abb. 1). Die Versuche wurden mit Kresse und Weizen durchgeführt (eine Keimprobe = 15 Samen) und ergaben, daß die verschiedenen Hubhöhen zwischen 0 und 10 cm keine Wirkung auf die Keimdauer haben. Über gewisse Abweichungen, die aber die hier dargelegten Anschauungen bestätigen, wird später eingehender berichtet werden[1].

Beim Jakobsen-Keimgerät spielt außerdem der Verdunstungsverlust eine große Rolle.

Hängt man trockene Filtrierpapierstreifen von 1—2 cm Breite in Wasser, dann kann man die Steighöhe des Wassers als Funktion der Zeit beobachten. Man erhält eine Hyperbel (Abb. 2). Die Kurve wird steiler oder flacher, je nachdem ob bei dem Versuch die Verdunstung gehemmt oder gefördert wird, und sie erreicht bei frei ohne Verdunstungsschutz in der Luft hängenden Filtrierpapierstreifen am frühesten die Asymptote. Das dabei von unten nach oben bestehende Gefälle des Wassergehaltes kann man durch Gewichtsbestimmung nach Unterteilung der Streifen in 2 cm lange Stücke nachweisen.

[1] Die Modellversuche mit Gelatine bedürfen gleichfalls noch eingehenderer Bearbeitung.

Hiermit dürfte die Abhängigkeit der Samenkeimung von der Hubhöhe bei Jakobsengerät und Tensiostat als Folge eines Nachströmwiderstandes genügend geklärt sein. Bei der ganz allgemeinen physiologischen Bedeutung des Problems wollten wir jedoch noch den *tatsächlichen Einfluß von kleinen Saugkräften* auf die Samenkeimung mit anderer Methode prüfen.

Samen von Kresse und Weizenkörner wurden in Petrischalen (⌀ 9 cm) auf Filtrierpapierscheiben ausgelegt, und diese mit Rohrzuckerlösung getränkt. Die Menge der Lösung wurde so bemessen, daß um die Samen herum gerade ein Flüssigkeitsmeniskus erkennbar wurde, um sie sowohl mit Wasser als auch mit Luft möglichst

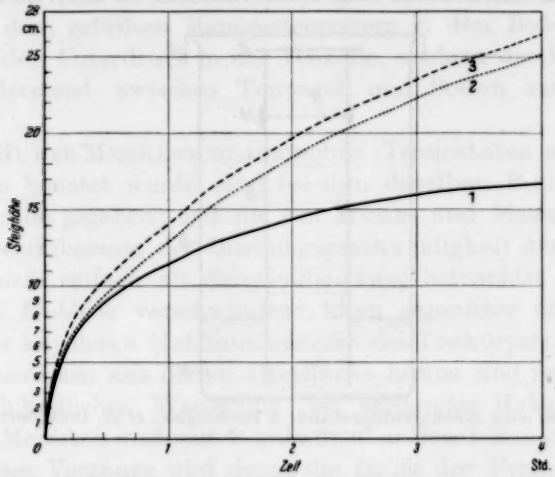

Abb. 2. Aufstiegsgeschwindigkeit des Wassers in Filtrierpapierstreifen, die verschieden starker Verdunstung ausgesetzt sind. *1*——— frei in Zimmerluft hängender Streifen; *2* ..... Streifen in einem oben offenen Meßzylinder; *3* ------ Streifen in einem oben abgedichteten Meßzylinder.

günstig zu versorgen. Dazu wurden die „Kresseschalen" mit je 4, die „Weizenschalen" mit je 8 cm³ Lösung beschickt. Die Lösungen waren abgestuft von 0,0001 mol Rohrzucker = $^1/_{400}$ Atm. bis 0,5 mol Rohrzucker = 14,31 Atm. Jedem Versuch wurden 2 Schalen mit der Konzentration 0 hinzugefügt.

Als Ergebnis war ein hemmender Einfluß auf die Keimung bei der Kresse erst bei einer Konzentration von 0,2 mol = 5,29 Atm. zu beobachten. Bei der Weizenkeimung wurde die Grenzkonzentration bei 0,1 mol = 2,64 Atm. gefunden, wobei die Möglichkeit besteht, daß bei der längeren Keimdauer der Weizenkörner (~50 Std) die Lösungen in den Petrischalen sich infolge Verdunstung auf den etwa doppelten Saugwert konzentriert haben, der wirkliche Grenzwert also auch hier höher liegt.

Demnach haben Saugkräfte unter 1 Atm. sicher keinen Einfluß auf Quellung und Keimdauer von Samen. *Die Auswirkung der Hubhöhe beim Jakobsengerät und Tensiostat ist keine Saugkraftwirkung, sondern*

kommt indirekt durch die Beeinträchtigung der Nachleitung zustande. Aus ähnlichen Gründen müssen die mit dem Tensiometer gemessenen niederen „Bodensaugkräfte" verworfen werden.

Literatur.

FLEISCHHAUER-BINZ, E.: Die Messung von Bodensaugkräften mit Tensiometern. Planta (Berl.) **37**, 565 (1949/50). — HUBER, B.: Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. Bot. **13**, 227 (1951). — HUBER, B., u. G. MERKENSCHLAGER: Über die Wirkung kleinster Saugkräfte auf die Samenkeimung. Planta (Berl.) **40**, 112 (1951). ROGERS, W. S.: A soil moisture meter depending on the capillary pull of the soil, with illustrations of its use in fallow land, grass orchards and irrigated orchards. J. Agricult. Sci. **25**, 326 (1935). — STOCKER, O., u. W. KAUSCH: Bodenfeuchte und Tensiometermessung. Ber. dtsch. Wetterdienstes i. d. US-Zone **32** (1952). — STOECKELER, J. H., and E. AAMODT: Use of tensiometers in regulating watering in forest nurseries. Plant Physiol. **15**, 589 (1940). — WALTER, H.: Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Naturwiss. u. Landwirtsch. **1926**, H. 9.

WALTER KAUSCH, Darmstadt, Roßdörfer Str. 140,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule.

Planta, Bd. 41, S. 64 (1952).

BEMERKUNG ZU VORSTEHENDER MITTEILUNG VON W. KAUSCH.

Von

B. HUBER.

(Eingegangen am 2. April 1952.)

Von Verfasser und Herausgebern dankenswerterweise zu einer Stellungnahme zu vorstehender Mitteilung aufgefordert, möchte ich im Einvernehmen mit Frl. Dr. MERKENSCHLAGER folgendes sagen:

1. Wir haben in der Einleitung zu unserer Arbeit „Über die Wirkung kleinster Saugkräfte auf die Samenkeimung" klar zum Ausdruck gebracht, wie skeptisch wir selbst dem Gedanken einer physiologischen Wirksamkeit so kleiner Hubhöhen gegenüberstanden. Wir sind daher geradezu erleichtert, wenn sich für unsere Befunde eine einleuchtende Deutungsmöglichkeit eröffnet.

2. „Den Verdacht, daß dieser erstaunliche Effekt vielleicht dadurch vorgetäuscht sein könnte, daß sich zum statischen Widerstand der reinen Hubhöhe beim dichten Bildhauerton noch ein nennenswerter Nachleitwiderstand addiert", hatten wir selbst auf S. 115 unserer Arbeit ausgesprochen, diesen Verdacht aber wieder fallen gelassen, als sich die starke Saughöhenabhängigkeit der Keimung auch bei Versuchen mit Filtrierpapier und von oben absteigender Füllung fand. Wir haben dabei die Wasserbewegungen unterschätzt, welche auch in einem vorher im Gleichgewicht befindlichen System durch die Samenquellung und -keimung in Gang kommen.

Nach orientierenden Versuchen mit den von KAUSCH entwickelten Tensiostaten, welche in ihrer genialen Einfachheit einen wertvollen Fortschritt bedeuten[1], können wir bestätigen, daß bei Kressesamen im Bereich von 0—10 cm Hubhöhe die Unterschiede der Keimschnelligkeit verschwinden. Vorbehaltlich weiterer Prüfung schließen wir uns daher der Deutung des Verfassers an, das die von uns beobachtete Hubhöhenabhängigkeit der Samenkeimung nicht eine Folge des statischen (= Saugkraft-), sondern des dynamischen (= Nachleitungs-) Widerstandes ist.

3. Für nicht überzeugend halten wir den Versuch, „den tatsächlichen Einfluß von kleinen Saugkräften" einfach durch Einlegen der Samen in Zuckerlösungen des betreffenden osmotischen Druckes zu prüfen. Verfasser übersieht dabei, daß Lösungen nur dann eine Saugkraft ausüben können, wenn sie vom Versuchskörper (Samen) durch eine ideal semipermeable Membran getrennt sind. Eine völlige Undurchlässigkeit gegenüber zehntausendstel-molaren Zuckerlösungen dürfen wir aber ohne spezielle Prüfung nicht einmal für das Zytoplasma, noch viel weniger für die quellbaren Membranschichten der Samenschale voraussetzen.

[1] An Stelle des physiologisch nicht ganz unbedenklichen Metallnetzes begnügten wir uns mit einer von Gummibändern festgehaltenen Papierbespannung.

Prof. Dr. B. HUBER, Forstbotanisches Institut, München, Amalienstr. 52.

Planta, Bd. 41, S. 65—82 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Freien Universität Berlin.

KRITISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR GRAVIMETRISCHEN BESTIMMUNG DER WASSERPERMEABILITÄT. EIN BEITRAG ZUM EINFLUSS DER c_H AUF DIE WASSERAUFNAHME UND -ABGABE*.

Von

HORST DRAWERT.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 17. April 1952.)

Bei der Aufnahme und Speicherung von schwächer dissoziierten Stoffen durch die lebende Pflanzenzelle scheint dem p_H-Gefälle Außenmedium/Zellsaft eine besondere Bedeutung zuzukommen (DRAWERT 1948a, b, 1951b). Es erhebt sich nun die Frage, inwieweit dieses p_H-Gefälle auch bei der Aufnahme anderer Stoffe eine Rolle spielt, und welcher Art ein eventuell festzustellender Einfluß ist. Dabei darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß es bis jetzt noch keine Methode gibt, das p_H des Zellsaftes lebender Zellen einwandfrei zu bestimmen. Elektrometrische Messungen an Preßsäften geben uns nur Auskunft über das p_H der wässerigen Phase abgestorbener Zellen, meist heterogener Zellkomplexe, und bei der Vitalfärbung mit Indikatoren wissen wir nicht einmal, ob der Farbstoff in der wässerigen Phase des Zellsaftes gelöst, an Zellsaftkolloide adsorbiert oder in einer anderen Form gebunden vorliegt. Bei einer Adsorption an Zellsaftkolloide ist es durchaus denkbar, daß bei einer neutralen Reaktion der wässerigen Phase der adsorbierte Indikator eine stark saure Reaktion anzeigt. Wenn wir von einem p_H-Gefälle Außenmedium/Zellsaft sprechen, müssen wir uns also immer darüber im klaren sein, daß die bis jetzt vorliegenden p_H-Bestimmungen des Zellsaftes nur mit einem gewissen Vorbehalt aufzunehmen sind und uns im besten Fall Näherungswerte geben.

Vor allem erscheint eine Untersuchung der Wasseraufnahme und -abgabe in Abhängigkeit vom p_H des Außenmediums und des Zellsaftes (letzteres unter dem oben angedeuteten Vorbehalt) lohnenswert im Hinblick auf die Beeinflussung der Permeabilitätseigenschaften des Protoplasmas durch die c_H, aber auch im Hinblick auf den Bewegungsmechanismus der Stomata (SCARTH 1929, PEKAREK 1934, SMALL und MAXWELL 1939).

Über den Einfluß der Außen-c_H auf die Wasseraufnahme und -abgabe liegen aus jüngster Zeit eingehendere Untersuchungen von L. und M.

* HANS FITTING zum 75. Geburtstag.

BRAUNER (1943a, b) und SEEMANN (1950) vor. BRAUNER erhielt bei Anwendung der gravimetrischen Methode (STILES und JÖRGENSEN 1917) mit Gewebestücken aus der Kartoffelknolle und der Roten Rübe ein Maximum der Wasserpermeabilität bei p_H 6. Bestimmungen mit der plasmolytischen Methode (WEBER 1928, HÖFLER 1930, HUBER und HÖFLER 1930) ergaben bei den Oberepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* bei p_H 5,3 ein Minimum der Plasmolysezeit und ein Maximum der Deplasmolysezeit. Bei der Stengelepidermis von *Phlomis tuberosa* lag diese kritische p_H-Stufe, die BRAUNER gleich dem isoelektrischen Punkt (IEP) des Plasmas setzt, um p_H 4,6. SEEMANN fand dagegen bei verschiedenen Objekten ein Minimum der Plasmolyse- und auch der Deplasmolysezeit — also in beiden Richtungen ein Maximum der Wasserpermeabilität — um den Neutralpunkt herum. Es ist daher nicht ganz verständlich, wenn SEEMANN (1950, S. 172) schreibt: „Meine Ergebnisse stimmen also gut mit denen von L. und M. BRAUNER (1943) überein." Wahrscheinlich hat SEEMANN übersehen, daß zwar die Kurven in Abb. 9 und auch die in Abb. 13 der Arbeit von L. und M. BRAUNER bei p_H 5,3 ein Minimum besitzen, daß aber in Abb. 9 auf der Ordinate die Plasmolyse*zeit* in Abb. 13 dagegen die Deplasmolyse*geschwindigkeit* aufgetragen ist.

Aus der älteren Literatur wäre zu erwähnen, daß bereits DE VRIES (1885) feststellte, daß der Plasmolysegrad einer Zelle bei gleicher Salzkonzentration in sauren Lösungen zurückgeht. Auch nach BONTE (1934) ist bei *Basidiobolus ranarum* mit zunehmender Azidität ein Nachlassen der plasmolysierenden Wirkung einer Saccharoselösung vorhanden, und HERTEL (1939) fand an den Wasserblättern von *Salvinia* einen komplizierten Zusammenhang zwischen Plasmolysegrad und dem p_H einer 0,3 mol Traubenzuckerlösung. DERRY (1929) beobachtete eine Abnahme der Plasmolysezeit mit steigender c_H nach einer Vorkultur von *Spirogyra* bei verschiedenem p_H. Nach ULEHLA (1928) zeigt *Opuntia*-Gewebe nach einstündigem Aufenthalt in Wasser verschiedener Azidität ein Imbibitionsminimum bei p_H 5,6, und KACZMAREK (1929) beobachtete bei *Rhoeo discolor* in hypertonischen Salzlösungen in Abhängigkeit vom p_H im Bereich von p_H 5 den langsamsten Plasmolyseverlauf aber die kürzeste Deplasmolysezeit. An den Blattunterepidermiszellen von *Rumex acetosella* erhielt PFEIFFER (1932) mit KNO_3 ein Minimum der Plasmolysezeit um p_H 4,6. STRUGGER (1934) untersuchte den Plasmolyseverlauf in den Zellen der primären Rinde von *Helianthus*-Hypokotylen in 0,6 mol KNO_3 nach einer Vorbehandlung mit Acetatpuffern. Er fand die kürzeste Plasmolysezeit um p_H 5. BÜNNING (1942) bestimmte die Verlängerung der Gelenkhälften von *Phaseolus multiflorus* in Phosphatgemischen und erhielt für die Unterseite die rascheste Wasseraufnahme bei p_H 5,0—5,5 und für die Oberseite bei p_H 6.

Es ist zu beachten, daß sich diese Befunde nicht ohne weiteres vergleichen lassen, da zum Teil nur der Einfluß einer *Vorbehandlung* mit Lösungen verschiedener Azidität auf die Wasserpermeabilität untersucht worden ist (DERRY, STRUGGER, teilweise auch PFEIFFER), andere Angaben sich aber auf einen direkten Einfluß der c_H während der Messung ohne (UHLEHLA, KACZMAREK, BÜNNING, BRAUNER, SEEMANN) oder auch mit (PFEIFFER) Vorbehandlung beziehen. Weiter ist zu berücksichtigen, daß die Ergebnisse teils gravimetrisch an Gewebestücken, teils aber plasmolytisch an Einzelzellen gewonnen worden sind. Nach neueren gravimetrischen Untersuchungen von MYERS (1951) soll aber die Wasserpermeabilität plasmolysierter Zellen ganz bedeutend größer sein als die unplasmolysierter.

Ganz allgemein können wir den in der Literatur vorhandenen Angaben entnehmen, daß bei Anwendung der plasmolytischen Methode die Bestimmung der Plasmolysezeit zu höheren Werten für die Wasserpermeabilität führt als die Bestimmung der Deplasmolysezeit (HÖFLER 1930, 31, 50; HUBER und HÖFLER 1930; DE HAAN 1933; LEVITT, SCARTH und GIBBS 1936). Demgegenüber ist aber nach gravimetrischen Bestimmungen in hypotonischen Lösungen von HASMAN (1943) gerade umgekehrt die Permeabilität für einfließendes Wasser niedriger als für ausfließendes. Sehr widersprechend sind auch die Angaben über die Wasserpermeabilität im IEP des Plasmas (nicht alle hier aufgeführten Autoren sprechen ausdrücklich von einem IEP. Außerdem gelten für die bisherigen Angaben über den IEP des lebenden Plasmas dieselben Vorbehalte wie für die Bestimmungen des Zellsaft-p_H der lebenden Zelle, so daß es dahingestellt bleiben muß, inwieweit es sich in den einzelnen Fällen wirklich um den IEP handelt). Ein Minimum der Wasserpermeabilität im (angenommenen) IEP finden: ULEHLA (1928, Wasseraufnahme, gravimetrisch bestimmt), KACZMAREK (1929, Plasmolyse), PFEIFFER (1932, Plasmolyse), DE HAAN (1935, Deplasmolyse), L. und M. BRAUNER (1943b, Deplasmolyse), dagegen beobachteten ein Maximum: KACZMAREK (1929, Deplasmolyse), STRUGGER (1934, Plasmolyse nach Vorbehandlung), L. und M. BRAUNER (1943b, Plasmolyse und gravimetrische Bestimmung der Wasseraufnahme), SEEMANN (1950, Plasmolyse und Deplasmolyse). Ähnlich widersprechend sind auch die in der Literatur anzutreffenden Angaben über Keimung von Pollenkörnern, Pilzsporen bzw. über Streckungswachstum von Pollenschläuchen usw. im (angenommenen) IEP, doch soll hierauf nicht näher eingegangen werden.

Die sich widersprechenden Ergebnisse erforderten eine Klärung, und außerdem sollte bei den Untersuchungen auch die bisher meist nicht berücksichtigte Innen-c_H in die Betrachtung mit einbezogen werden. Wenn CZAJA (1935) auch betont, daß es bei der Wirkung einer negativen

Osmose weniger auf eine hohe Innen-c_H als vielmehr auf eine hohe Außen-c_H ankommt, so wird man den c_H-Unterschied zwischen Innen und Außen auch für die Wasseraufnahme und -abgabe doch nicht ganz außer acht lassen dürfen. So kann ich auch dem Hinweis von L. und M. BRAUNER, daß im „IEP des Protoplasmas" die elektro-osmotische Komponente für die Wasserbewegung außer Betracht gelassen werden kann, da sie im IEP gleich Null sein muß, nicht ganz zustimmen. Selbst bei entladener Membran kann erstens auf Grund eines c_H-Gefälles Außen/Innen noch eine elektrische Potentialdifferenz zwischen Zellsaft und Außenlösung bestehen, und zweitens wissen wir ja nicht, wie die Membranladungen sich an der Innenseite des Protoplasten verhalten. Durch Änderung der Außen-c_H werden wir wohl vorwiegend nur die Ladung der Protoplastenoberfläche ändern. Ehe das Wasser aber in die Vakuole gelangt, muß es die Zellulosewand, das Plasmalemma, das Binnenplasma und den Tonoplasten durchwandern. Wie sich die Potentialdifferenzen an allen diesen Grenzflächen verhalten und wieweit sie durch eine Änderung der Außen-c_H beeinflußbar sind, darüber können wir noch gar nichts aussagen.

Da eigene Versuche an den Epidermen der Schuppenblätter von *Allium cepa* mit der Plasmolyse-Deplasmolysemethode keine sehr zuverlässigen Werte ergaben, weil das mir zur Verfügung stehende Zwiebelmaterial sehr schnell plasmolysierte und auch deplasmolysierte, wurden die Versuche vorwiegend nach der gravimetrischen Methode durchgeführt. BONNER (1934) weist schon darauf hin, daß sich auf Grund der sehr großen Deplasmolysegeschwindigkeit bei *Avena*-Koleoptilen zwischen p_H 4,1 und 7,2 kein Einfluß der c_H auf die Deplasmolysegeschwindigkeit fassen ließ. Dies konnte ich vollauf für die Blattzellen von *Helodea densa* bestätigen. Für *Allium*-Oberepidermen war eine sehr große Versuchszahl notwendig, um wenigstens einigermaßen vergleichbare Werte zu erhalten. Aber auch bei den gravimetrischen Bestimmungen mit verschiedenen Geweben mußten sehr viele Messungen durchgeführt werden, um fehlerstatistisch wenigstens annähernd brauchbare Werte zu erlangen[1].

I. Methodik.

In der Methode hielt ich mich vorwiegend an die Angaben von L. und M. BRAUNER (1943b). Für die plasmolytischen Untersuchungen kamen 0,8 meist aber 1 mol Traubenzuckerlösungen zur Anwendung. Deplasmolysiert wurde in 0,2 mol Glukose. Das p_H der Lösungen stellte ich zunächst — entsprechend den Angaben von L. und M. BRAUNER —

[1] Der experimentelle Teil der Arbeit wurde in den Jahren 1948—1950 in dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Jena durchgeführt. Fräulein EDELTRAUT PEITSCHER danke ich für die mit großer Geduld durchgeführten gravimetrischen Bestimmungen.

mit Zitronensäure und sek. Natriumphosphat ein, ging dann aber aus später anzugebenden Gründen (S. 72) zu reinen Phosphatpuffergemischen über. Um eine höhere Konstanz der p_H-Werte zu erzielen, wurde aber für die gravimetrischen Messungen die Phosphatkonzentration im Vergleich zu den früheren Angaben (DRAWERT 1937, S. 92, Tabelle 2) verdoppelt. Die extrem hohen Aziditätsgrade erreichte ich wieder durch Zugabe von geringen Mengen n/10 HCl.

Für die gravimetrischen Untersuchungen dienten als Versuchsobjekte vorwiegend Kartoffelknollen, dann auch Rote Rübe, Rhabarberblattstiele, und zur Prüfung eines Einflusses der Zellsaft-c_H am gleichen Objekt gleichalte Blätter von *Bryophyllum daigremontianum* BERG. Aus den Knollen, Rüben und Blattstielen wurden mit einem scharfen Korkbohrer Gewebestangen von 7 mm Durchmesser ausgestanzt und mit einer Rasierklinge in 5 mm hohe Scheibchen zerlegt. In einem Wägegläschen wurden für jeden Versuch 20 Scheibchen abgewogen und dann für 1 Std in die reine Pufferlösung oder in Pufferlösung + NaCl verschiedener Konzentration eingelegt. Zum Vergleich führte ich auch einige Versuchsreihen mit Rohrzuckerzusatz durch. In erster Linie diente aber NaCl zum Wasserentzug, da es der einzige osmotisch wirksame Stoff war, der in größeren Mengen in Form von Speisesalz in den Jahren 1948—1950 in Jena relativ leicht zu beschaffen war. Die Vergleichsreihen mit Rohrzucker wurden mir durch eine Spende von Herrn Kollegen FREY-WYSSLING, Zürich, ermöglicht, dem mein besonderer Dank gilt.

Zur Feststellung der Gewichtsänderung wurde die den Scheibchen äußerlich anhaftende Flüssigkeit mit Filtrierpapier entfernt. Die Gewichtsänderung wird in den folgenden Kurven in Prozent bezogen auf das Ausgangsgewicht dargestellt.

In den Versuchen mit *Bryophyllum* stanzte ich mit einem scharfen Korkbohrer Scheibchen mit 12 mm Durchmesser aus der Blattspreite zu beiden Seiten der Mittelrippe aus. Für jeden einzelnen Versuch wurden hier zunächst 1 Scheibchen, später 10 Scheibchen ausgewogen. Der zerquetschte Rest der Blätter diente zur Bestimmung des p_H mit Indikatorpapier nach Dr. KLOTZ, Leipzig.

Die Wägungen wurden anfangs mit einer empfindlichen Analysenwaage durchgeführt, später mit einer Torsionswaage, die ein sehr rasches Wägen ermöglichte.

II. Versuchsergebnisse.

a) Plasmolyse- und Deplasmolyseversuche. In Abb. 1 sind die an der Oberepidermis der Schuppenblätter von *Allium cepa* ermittelten Ergebnisse für Plasmolyse- und Deplasmolysezeit in Abhängigkeit vom p_H des Außenmediums dargestellt. Als Maß für die Wasserpermeabilität ist auf der Ordinate die Geschwindigkeit der Plasmolyse bzw. der De-

plasmolyse aufgetragen. (Geschwindigkeit $v = 100/t$; t = Plasmolyse bzw. Deplasmolysezeit in Minuten, vgl. L. und M. BRAUNER 1943b, S. 302). Der berechnete mittlere Fehler beträgt 0,05—0,08 Einheiten, ist also so gering, daß er im gewählten Abbildungsmaßstab sich kaum noch eintragen läßt. Einige Beispiele für die Deplasmolysekurve: v bei p_H 6,0 = 16,34 ± 0,08; p_H 6,9 = 16,83 ± 0,06; p_H 7,5 = 16,31 ± 0,06. Diese Ergebnisse dürfen aber nicht darüber hinwegtäuschen, daß zwischen den einzelnen p_H-Werten die wirklichen Unterschiede in der Geschwindigkeit relativ gesehen sehr klein sind.

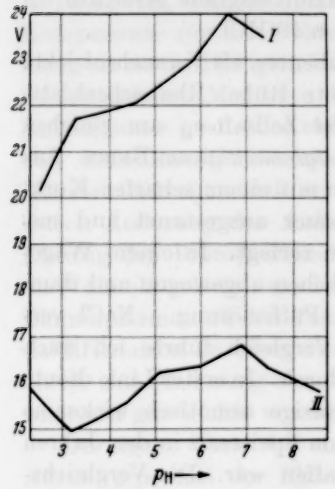

Abb. 1. Plasmolyse- und Deplasmolysegeschwindigkeit $v = 100/t$ (Ordinate) der Oberepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* bei verschiedenem p_H (Abszisse). Kurve I = Plasmolyse in 1 mol Glukose + Zitronensäure/Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 34 Einzelmessungen, mittlere Fehler: ± 0,06—0,08). Kurve II = Deplasmolyse in 0,2 mol Glukose + Zitronensäure / Phosphatpuffer nach vorhergehender Plasmolyse in 1 mol Glukose ohne Pufferzusatz (Mittelwerte aus je 27 Einzelmessungen, mittlere Fehler: ± 0,05—0,08).

Entsprechend den Befunden von SEEMANN (1950) an anderen Objekten und im Gegensatz zu L. und M. BRAUNER (1943b) am gleichen Objekt tritt zwischen p_H 6,5 und 7,0 sowohl im Plasmolyse- wie im Deplasmolyseversuch ein Optimum der Wasserpermeabilität auf. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß die Zwiebelepidermen bei BRAUNER eine bedeutend geringere Wasserpermeabilität aufwiesen als die mir zur Verfügung stehenden, und daß dementsprechend auch die Unterschiede bei BRAUNER viel deutlicher in Erscheinung treten mußten. So betrug bei BRAUNER der Unterschied in der Deplasmolysegeschwindigkeit zwischen dem Optimum bei p_H 5,3 und dem bei p_H 2,8 gefundenen Wert 12,61 Einheiten; in meinen Versuchen dagegen vom Optimum bei p_H 6,9 und p_H 3,2 nur 1,88 Einheiten. Die unter p_H 3 gefundenen Werte sind wohl kaum noch als normal anzusehen, da bei dieser hohen Azidität sich doch recht bald Schädigungen des Plasmas bemerkbar machen.

Die von mir mit der plasmolytischen Methode an den *Allium*-Epidermen erhaltenen Ergebnisse sind mit den in der Literatur zu findenden Angaben verglichen nicht befriedigend.

b) Gravimetrische Bestimmungen an Kartoffelknollengewebe. Parallel mit den Plasmolyseversuchen an *Allium* wurden zunächst mit Zitronensäure-Phosphatpuffergemischen die Wasseraufnahme von Kartoffelscheibchen gewichtsmäßig bestimmt. Um über p_H 7,5 noch einen

Vergleichswert weiter im alkalischen Bereich zu haben, kam zu den Zitronensäure-Phosphatstufen noch eine reine Phosphatstufe mit p_H 8,4 hinzu. Die erhaltenen Gewichtszunahmen sind in Abb. 2, Kurve I, dargestellt. Wie aus der Kurve ersichtlich, fällt der mit der reinen Phosphatstufe bei p_H 8,4 erhaltene Wert völlig aus der Reihe. Dies veranlaßte mich, kryoskopisch die osmotischen Drucke der benutzten Pufferlösungen zu bestimmen, die nach L. und M. Brauner (1943b, S. 271) 0,03—0,05 mol Zucker entsprechen mußten. Kurve II in Abb. 2 gibt die gefundenen Werte in Atmosphären wieder. Ein Vergleich der beiden Kurven läßt

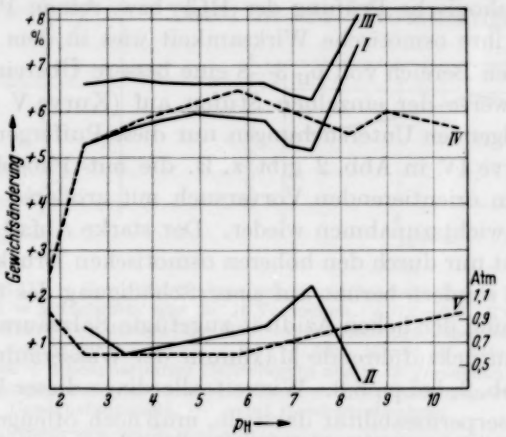

Abb. 2. Kurve I = Gewichtszunahme von Kartoffelscheibchen nach einstündigem Aufenthalt in stark verdünnten Zitronensäure/Phosphatpuffergemischen (Mittelwerte aus je 16 Versuchen, ± 0,33—0,46). Kurve II = Die kryoskopisch bestimmten osmotischen Drucke der Zitronensäure/Phosphatpuffergemische in Atm. Kurve III = Gewichtszunahme von Kartoffelscheibchen in Rohrzuckerlösungen, deren osmotische Konzentrationen den in Kurve II dargestellten Atm.-Werten entsprechen (Mittelwerte aus je 16 Versuchen, ± 0,30—0,44). Kurve IV = Gewichtszunahme in HCl/Phosphatpuffergemischen (Mittelwerte aus je 17 Versuchen, ± 0,37—0,53). Kurve V = Die kryoskopisch bestimmten osmotischen Drucke der HCl/Phosphatpuffergemische in Atm. Linke Ordinate: Gewichtszunahme nach 1 Std in Prozent des Ausgangsgewichtes, rechte Ordinate: osmotischer Druck in Atm.

deutlich erkennen, daß die größeren Abweichungen in der Gewichtszunahme in Abhängigkeit von der c_H gar nicht durch das p_H, sondern rein osmotisch durch die Puffersubstanzen bedingt werden. Dies wird noch deutlicher, wenn wir Kurve I mit Kurve III in Abb. 2 vergleichen. Kurve III bringt die Gewichtszunahme in reinen Rohrzuckerlösungen, die den einzelnen Pufferstufen — wie sie abgesehen von der alkalischen Phosphatstufe auch von Brauner und Seemann benutzt wurden — in ihren Atmosphärenwerten entsprechen. Aus den Kurven kann man schließen, daß bestenfalls nur das geringe Maximum bei p_H 4,9 auf einer c_H-Wirkung beruht; eine Wirkung, die gegenüber den rein osmotischen Effekten minimal ist. Wie stark die zur Regulierung des p_H zugesetzten Substanzen die Wasseraufnahme herabsetzen, geht aus einem Vergleich

der in 1 Std aus reinem destillierten Wasser (mit p_H 4,8) aufgenommenen Wassermenge mit der Gewichtszunahme in einer Pufferlösung mit entsprechendem p_H hervor. Die prozentuale Gewichtszunahme mit destillierten Wasser betrug 11,84 $\pm$ 0,65% (Mittelwert aus 16 Versuchen) und aus einem Zitronensäure-Phosphatpuffergemisch mit p_H 4,9 nur 5,78 $\pm$ 0,36%. Diese Werte belegen wohl deutlich, wie notwendig es ist, auch bei den stark verdünnten Pufferlösungen den osmotischen Druck zu berücksichtigen, was in den bisher vorliegenden Untersuchungen nicht geschehen ist.

Eine kryoskopische Prüfung der HCl- bzw. reinen Phosphatpuffergemische auf ihre osmotische Wirksamkeit wies in dem uns besonders interessierenden Bereich von p_H 3—8 eine bessere Übereinstimmung der Atmosphärenwerte der einzelnen Stufen auf (Kurve V in Abb. 2), so daß in den folgenden Untersuchungen nur diese Puffergemische benutzt wurden. Kurve IV in Abb. 2 gibt z. B. die mit Phosphatpuffergemischen in einem orientierenden Vorversuch mit größeren p_H-Intervallen erhaltenen Gewichtszunahmen wieder. Der starke Abfall der Kurve bei p_H 1,9 ist nicht nur durch den höheren osmotischen Druck dieser Pufferstufe bedingt, sondern beruht auf einer Schädigung des Gewebes durch die zur Erzielung der hohen Azidität zugefügte Salzsäure. Das auf eine c_H-Wirkung zurückzuführende Maximum der Wasseraufnahme liegt in Kurve IV, Abb. 2, bei p_H 5,8. Wieweit allerdings dieser Wert ein Maximum der Wasserpermeabilität darstellt, muß noch offengelassen werden.

Es war nun von Interesse, wie sich die Wasserabgabe in Abhängigkeit von der Azidität in dem kritischen Bereich um p_H 5—6 verhalten würde. Zur Prüfung dieser Frage wurde den Phosphatpufferlösungen noch 0,2 mol Rohrzucker hinzugefügt, und die Kartoffelscheibchen kamen in diesem Fall zur Wassersättigung vor dem Versuch für 24 Std in mehrmals gewechseltes destilliertes Wasser. Kurve IV in Abb. 3 zeigt einen Ausschnitt der gefundenen Werte im kritischen p_H-Bereich. In Kurve III ist nochmals zum Vergleich der entsprechende Bereich aus Abb. 2, Kurve IV, dargestellt. Wie die Kurven belegen, *verhält sich die Wasserabgabe in Abhängigkeit von der Außen-c_H gerade umgekehrt wie die Wasseraufnahme*. Bei p_H 5,9 haben wir ein Minimum der Wasserabgabe und damit vielleicht auch ein Minimum der Wasserpermeabilität. Die Kurven I und II in Abb. 3 bringen prinzipiell die gleichen Ergebnisse aus 2 anderen Versuchsreihen mit engeren p_H-Stufen und 0,2 mol NaCl in dem Wasserabgabeversuch. Hier liegt das Maximum der Wasseraufnahme bei p_H 6,4 und das Minimum der Wasserabgabe bei p_H 6,2.

Es war noch zu prüfen, wie sich die Wasseraufnahme in völlig isotonischen Lösungen bei verschiedenem p_H verhält. Zu diesem Zweck wurden im kritischen p_H-Bereich die Phosphatpuffergemische durch Zugabe von Rohrzucker so eingestellt, daß sie in ihrem osmotischen

Wert alle einer 0,23molaren Rohrzuckerlösung entsprachen. Diese Größe wurde gewählt, da das für diese Versuche benutzte Kartoffelgewebe in seiner Saugkraft einer Lösung von ~0,23 mol Rohrzucker entsprach. Die Saugkraft wurde gravimetrisch mit Rohrzucker bestimmt. Die erhaltenen Ergebnisse sind Abb. 4 zu entnehmen. Es ist ein minimales aber deutlich erkennbares Maximum der Wasseraufnahme bei p_H 6,6 vorhanden. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die

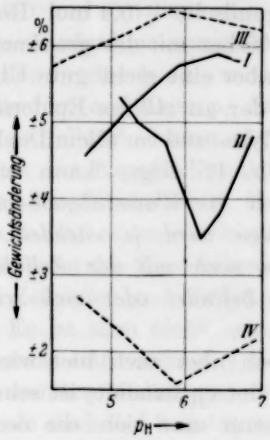

Abb. 3.

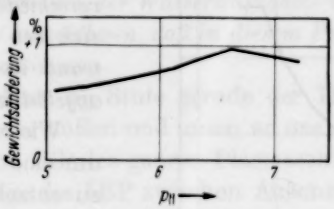

Abb. 4.

Abb. 3. Kurve I und III = Gewichtszunahme von Kartoffelscheibchen in Phosphatpuffergemischen (Kurve I = Mittelwerte aus je 16 Versuchen, ± 0,2—0,3, Kurve III = Ausschnitt aus Abb. 2, Kurve IV). Kurve II = Gewichtsabnahme in 0,2 mol NaCl + Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 20 Versuchen, ± 0,34—0,52). Kurve IV = Gewichtsabnahme in 0,2 mol Saccharose + Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 15 Versuchen, ± 0,42—0,63). Ordinate: Gewichtsänderung nach 1 Std in Prozent des Ausgangsgewichtes, + = bei Gewichstzunahme, — = bei Gewichtsabnahme.

Abb. 4. Gewichtszunahme von Kartoffelscheibchen in untereinander isotonischen Phosphatpuffergemischen + Rohrzucker. Der osmotische Druck der einzelnen p_H-Stufen entsprach 0,23 mol Saccharose (Mittelwerte aus je 13 Versuchen, ± 0,04—0,07).

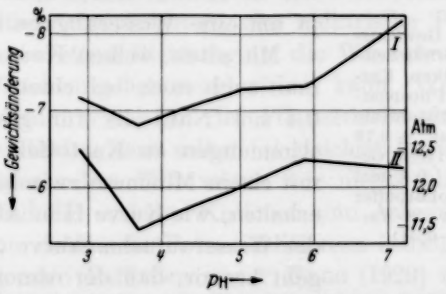

Abb. 5. Kurve I = Gewichtsabnahme von Kartoffelscheibchen in 0,4 mol Saccharose + Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 30 Versuchen, ± 0,07—0,14). Kurve II = Osmotischer Druck der Lösungen. Linke Ordinate: Gewichtsabnahme nach 1 Std in Prozent des Ausgangsgewichtes, rechte Ordinate: osmotischer Druck in Atm.

Unterschiede der benachbarten p_H-Stufen in ihrer Größenordnung häufig doch recht nahe dem mittleren Fehler kommen. Außerhalb des 3fachen mittleren Fehlers liegt nur die Differenz zwischen p_H 5,1 und 6,6.

Sehr skeptisch in bezug auf die Möglichkeit, in diesen Befunden eine Wirkung des p_H speziell auf die Wasserpermeabilität zu sehen, müssen

folgende Versuchsergebnisse mit etwas stärker konzentrierten Rohrzuckerlösungen (0,4 mol) stimmen. Die in Abb. 5 wiedergegebene Kurve I enthält die Werte für die Wasserabgabe von Kartoffelscheibchen in HCl/Phosphat bzw. reine Phosphatpuffergemische + 0,4 mol Rohrzucker. Da der Verlauf der Kurve von den bisher mit der gravimetrischen Methode erhaltenen Bildern abweicht aber eine recht gute Übereinstimmung mit der an *Allium*-Epidermen erhaltenen Plasmolyse- und vor allem Deplasmolysekurve (Abb. 1) zeigt, kann man schließen, daß sich *die Wasserabgabe ganz verschieden verhalten wird, je nachdem, ob sich der Protoplast noch mit der Zellulosewand in Kontakt befindet oder sich schon abgelöst hat.*

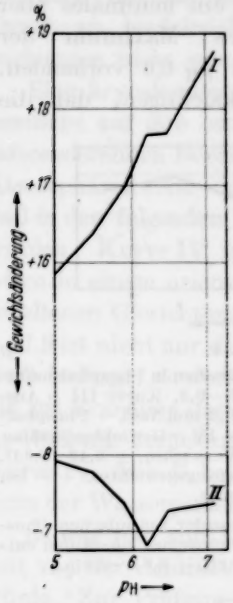

Abb. 6. Kurve I = Gewichtszunahme von Kartoffelscheibchen aus alten welken Kartoffelknollen in Phosphatpuffergemischen (Mittelwerte aus je 20 Versuchen, ± 0,79 bis 1,01). Kurve II = Gewichtsabnahme in 0,4 mol Saccharose + Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 20 Versuchen, ± 0,30—0,61).

Wie weit es sich aber auch hier wieder um eine Wirkung der c_H handelt, ist schwer zu entscheiden, wenn man sich die osmotischen Drucke der 0,4 mol Rohrzuckerlösungen + Phosphate ansieht (Abb. 5, Kurve II). *Eine weitgehende Parallelität der beiden Kurven läßt sich nicht leugnen.* (In diesem Fall müssen, wenn ein rein osmotischer Effekt vorliegt, die beiden Kurven parallel und nicht entgegengesetzt verlaufen wie in Abb. 2, Kurve I und II, da es sich ja um eine Wasserabgabe handelt.)

Mit alten, welken Kartoffelknollen kann man auch noch bei einer Wasserabgabe in 0,4 mol NaCl die für gravimetrische Bestimmungen an Kartoffeln typische Kurve mit einem Minimum zwischen p_H 6,0 und 6,5 erhalten, wie Kurve II in Abb. 6 belegt. Aus der Wasseraufnahmekurve (Abb. 6, Kurve I) geht hervor, daß der osmotische Druck des Zellinhaltes viel höher liegt als bei normalen Kartoffelknollen. Während bei turgeszenten Kartoffeln die Wasseraufnahme aus Pufferlösungen in der ersten Stunde durchschnittlich gegen 6% des Ausgangsgewichtes betrug, wurde hier in derselben Zeit eine Gewichtszunahme von 16 bis 19% erreicht. Interessanterweise weicht bei diesem Material der Verlauf der Wasseraufnahme von den sonst gravimetrisch für das Kartoffelgewebe gefundenen Kurven ab. Es fehlt das charakteristische Optimum zwischen p_H 6,0 und 6,5. Diese Stelle ist nur durch einen Knick in der Kurve angedeutet, und anschließend steigt die Kurve weiter an.

Abgesehen von dem Verhalten alter, welker Kartoffeln können für die Wasseraufnahme durch Kartoffelknollengewebe die Befunde von L. und M. Brauner (1943b) prinzipiell bestätigt werden. Zwischen p_H 6,0 und 6,5 liegt eine p_H-Stufe, die sich durch ein Maximum der Wasseraufnahme auszeichnet. Dieses Maximum soll nach L. und M. Brauner durch eine maximale Wasserpermeabilität bedingt sein und außerdem soll diese p_H-Stufe dem IEP des Plasmas entsprechen.

Auffallend ist aber, daß dieser p_H-Wert auch mit dem p_H des Preßsaftes aus Kartoffelknollen übereinstimmt ($p_H \sim 6{,}3$). Setzen wir — mit allem Vorbehalt (s. S. 65) — den p_H des Preßsaftes gleich dem p_H des Zellsaftes, so würde sich *das Maximum der Wasseraufnahme und das Minimum der Wasserabgabe dadurch auszeichnen, daß in diesem Punkt* p_H *des Zellsaftes und Außen-*p_H *übereinstimmen.*

Es ist also nicht gesagt, daß diese p_H-Stufe gerade der IEP des Plasmas sein muß. Bei gleicher c_H der außen und innen an das Plasma grenzenden Medien und einheitlichem IEP des ganzen Plasmaschlauches würde auch bei beliebig anderer Lage des IEP zwischen Außenmedium und Zellsaft keine elektrische Potentialdifferenz bestehen, da dann ja ein symmetrisches System vorläge. Wäre dies der Fall, dann ist allerdings — unter der Voraussetzung, daß die Wasserpermeabilität der entscheidende Faktor ist — nicht einzusehen, weshalb die Wasserbewegung in diesem Punkt beim Einströmen gefördert, beim Ausströmen dagegen gebremst wird. Es ist andererseits wohl kaum anzunehmen, daß z. B. das Plasmalemma und der Tonoplast in ihren isoelektrischen Punkten übereinstimmen dürften. Besteht hier aber ein Unterschied, so wird auch bei gleichem Außen- und Innen-p_H eine elektrische Potentialdifferenz auftreten, die in der einen Richtung auf die Wasserbewegung fördernd in der anderen Richtung hemmend wirken kann. Weiter ist noch zu bemerken, daß kaum jemals an der Pflanzenzelle ein symmetrisches System vorliegen dürfte; denn selbst bei gleichem p_H innen und außen, sowie übereinstimmendem IEP wissen wir nichts über den Konzentrationsunterschied der anderen Kationen und Anionen, etwa der K^+, die ihrerseits eine elektrische Potentialdifferenz bedingen können.

Aus den folgenden Befunden von v. Berg (1929) über den Einfluß der c_H auf die Pollenkeimung kann man vermuten, daß dem p_H-Gefälle Außen/Innen für die Wasseraufnahme eine gewisse Bedeutung zukommt. Für die Pollenkeimung spielt ohne Zweifel die Wasseraufnahme eine bedeutende Rolle. Bei Einstellung der Außen-c_H mit HCl und NaOH findet man bei Pollen von *Impatiens holstii* ein Maximum bei p_H 3,2 und ein zweites, sehr breites Maximum bei p_H 7,4—9,3. Wird statt NaOH aber das leicht eindringende, und daher die Zellsaft-c_H ändernde NH_3 genommen, so tritt eine sehr starke Förderung der Keimung bei p_H 8,0 auf.

Es war nun das Nächstliegende, das Verhalten von Pflanzengeweben mit sehr saurem Zellsaft zu prüfen; möglichst von einer Art, deren Zellsaftazidität vermutlich auf der sauren Seite der isoelektrischen Punkte des Plasmas liegen dürfte.

c) Gravimetrische Bestimmungen an Blattstielgewebe des Rhabarbers. Der Preßsaft von Rhabarberstielen besitzt eine Azidität von $p_H \sim 3{,}2$. Es ist anzunehmen, daß sich hier die c_H des Zellsaftes auf der sauren Seite der isoelektrischen Punkte des Plasmas befindet. Leider gibt es bis jetzt nach meinem Dafürhalten noch keine Methode um isoelektrische Punkte am lebenden Plasma zu bestimmen (s. DRAWERT 1951a). Für das viel reaktionsfähigere tote Plasma liegen die isoelektrischen Punkte zwischen p_H 4,0 und 5,5 (DRAWERT 1937).

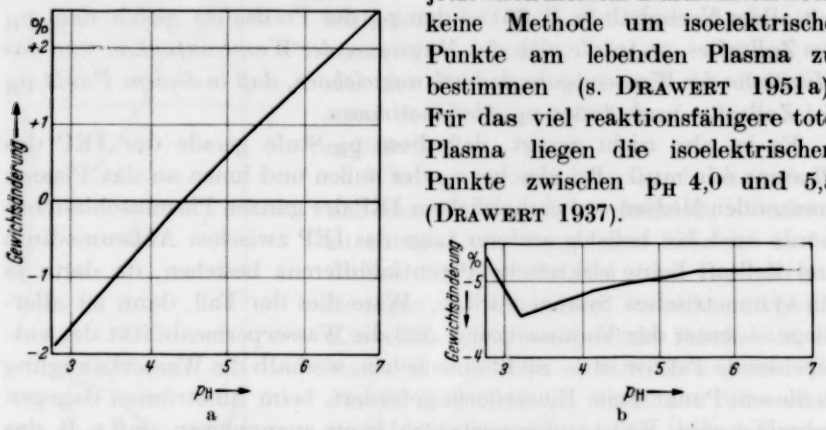

Abb. 7a u. b. a Gewichtsänderung von Rhabarber-Blattstielscheibchen in Phosphatpuffergemischen (Mittelwerte aus je 20 Versuchen, ± 0,68—0,98). Ordinate: Gewichtsabnahme bzw. Zunahme nach 1 Std in Prozent des Ausgangsgewichtes. b Gewichtsabnahme von Rhabarber-Blattstielscheibchen in 0,2 mol NaCl + Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 20 Versuchen, ± 0,47—0,53). p_H des Preßsaftes ~ 3,2.

Wie aus den in Abb. 7a und b dargestellten Kurven hervorgeht, weist das Gewebe des Rhabarberstiels in den reinen Pufferlösungen ein grundsätzlich anderes Verhalten auf als das Gewebe der Kartoffelknolle. In den reinen Pufferlösungen (Abb. 7a) kommt es unterhalb p_H 4,3 nicht mehr zu einer Wasseraufnahme sondern zu einer Wasserabgabe, die mit steigender c_H weiter zunimmt. Über p_H 4,3 findet eine mit fallender c_H steigende Wasseraufnahme statt. Bei der Wasserabgabe erhalten wir dagegen wieder die charakteristische Kurve mit einem Minimum; nur daß hier das Minimum der Wasserabgabe bei p_H 3,2 liegt (p_H des Preßsaftes ebenfalls 3,2!).

Die bisher mitgeteilten Befunde sprechen teilweise zugunsten einer Bedeutung der Innen-c_H und der Außen-c_H für die Wasserbewegung, vor allem für die Wasserabgabe. Hier scheint ein Minimum sich einzustellen, wenn das p_H des Außenmediums mit dem p_H des Zellsaftes übereinstimmt. Es war notwendig, an weiteren Objekten zu prüfen, ob es sich hierbei um eine allgemeingültige Gesetzmäßigkeit handelt. Dazu

mußten sich Pflanzenorgane besonders gut eignen, die eine natürliche Änderung der Zellsaftazidität aufweisen. Hierfür kamen in erster Linie Sukkulenten in Frage, die einen vom Licht abhängigen Tagesrhythmus der aktuellen Zellsaftazidität besitzen. Ich wählte die Blätter von *Bryophyllum daigremontianum*, da mir von dieser Art eine größere Anzahl von Pflanzen zur Verfügung stand.

d) Gravimetrische Bestimmungen an Blattgewebe von Bryophyllum daigremontianum. Abb. 8 bringt die zunächst mit 1 Scheibchen Blatt-

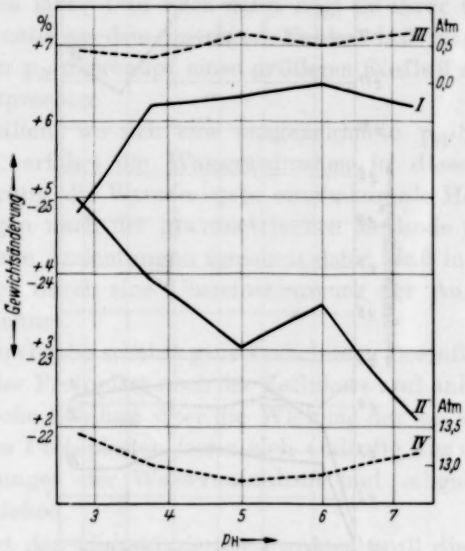

Abb. 8. Kurve I = Gewichtszunahme von Gewebescheibchen aus den Blättern von *Bryophyllum daigremontianum* in Phosphatpuffergemischen (Mittelwerte aus je 33 Versuchen, ± 0,08—0,14). Kurve II = Gewichtsabnahme in 0,27 mol NaCl + Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 30 Versuchen, ± 0,30—0,45). p_H des Preßsaftes ~ 5,0. Kurve III und IV = Der osmotische Druck der Lösungen in Atm. Linke Ordinate: Gewichtsänderung nach 1 Std in Prozent des Ausgangsgewichtes, + = Gewichtszunahme, — = Gewichtsabnahme, rechte Ordinate: Atmosphären.

gewebe je Versuch erhaltenen Ergebnisse. Der Preßsaft der benutzten Blätter besaß ein Durchschnitts-p_H von 5,0.

Die Kurve für die Wasseraufnahme weist einen ähnlichen, allerdings flacheren Verlauf auf wie die Wasseraufnahme durch das Kartoffelgewebe (Abb. 3, Kurve I) mit einem minimalen Maximum bei p_H 6. Die Kurve für die Wasserabgabe zeigt wieder ein Minimum entsprechend der Azidität des Preßsaftes bei p_H 5,0, dann folgt über p_H 6 nach der alkalischen Seite ein noch stärkerer Abfall. Es handelt sich bei diesem Versuch um einen relativ starken Wasserentzug.

Zur Klärung des Einflusses der Innen-c_H wurden die Blätter dann in weiteren Versuchsreihen an sonnigen Tagen morgens und abends untersucht. Für jeden Versuch wurden jetzt 10 Scheibchen aus der

Spreite gleich alter Blätter ausgestanzt. Abb. 9 enthält die Versuchsergebnisse.

Zunächst geht aus den Kurven der Unterschied im osmotischen Druck der Zellen am Morgen und am Abend hervor. Die nächtliche Ansäuerung bedingt einen Anstieg, des osmotischen Druckes des Zellsaftes. Der Verlauf der Wasseraufnahmekurven entspricht im Prinzip

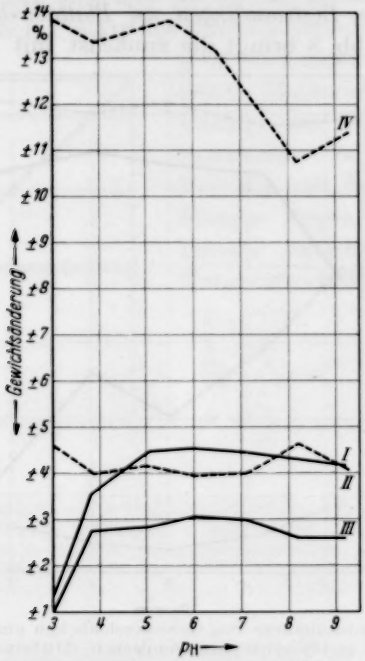

Abb. 9. Kurve I = Gewichtszunahme von Gewebescheibchen aus den Blättern von *Bryophyllum daigremontianum* in Phosphatpuffergemischen am Morgen. p_H des Preßsaftes ~ 4,0 (Mittelwerte aus je 36 Versuchen, ± 0,18—0,34). Kurve II = Gewichtsabnahme am Morgen in 0,15 mol NaCl + Phosphatpuffer (Mittelwerte aus je 24 Versuchen, ± 0,42 bis 0,58). Kurve III = Gewichtszunahme in Phosphatpuffergemischen am Abend. p_H des Preßsaftes ~ 5,3 (Mittelwerte aus je 36 Versuchen, ± 0,14—0,23). Kurve IV = Gewichtsabnahme in 0,15 mol NaCl + Phosphatpuffer, am Abend (Mittelwerte aus je 24 Versuchen, ± 0,34—0,73). Ordinate: Gewichtsänderung nach 1 Std in Prozent des Ausgangsgewichtes, + = Gewichtszunahme, — = Gewichtsabnahme.

der Kurve I in Abb. 8. In allen 3 Kurven haben wir *unabhängig* vom p_H des Preßsaftes ein ganz minimales Optimum bei p_H 6. Die Kurven für die Wasserabgabe lassen gar keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Praktisch zeigt jede der 3 Kurven (einschließlich Abb. 8, Kurve II) einen anderen Verlauf. In allen 3 Fällen war allerdings auch der osmotische Potentialsprung Außen/Innen ein anderer.

III. Besprechung der Ergebnisse.

Überblicken wir die mit der gravimetrischen Methode erhaltenen Ergebnisse über den Einfluß des p_H auf die Wasseraufnahme und die

Wasserabgabe pflanzlicher Gewebe, die nur im Auszug mitgeteilt worden sind, so müssen wir resigniert feststellen, daß wir von einer Klärung der vorliegenden Verhältnisse noch weit entfernt sind. Für die weiteren Untersuchungen sind aber wohl folgende den Befunden zu entnehmende Hinweise wichtig.

1. Gegenüber dem rein osmotischen Effekt selbst stark verdünnter Pufferlösungen ist eine mögliche anosmotische Wirkung der c_H auf die Wasserbewegung so minimal, daß sie sich erst aus vielen Versuchsreihen erschließen läßt. Und auch dann liegt sie ihrer Größenordnung nach häufig so nahe an dem mittleren Fehler, daß man dazu geneigt sein könnte, dem p_H überhaupt einen größeren Einfluß auf die Wasserbewegung abzusprechen.

2. In den Fällen, wo sich eine ausgezeichnete p_H-Stufe ermitteln läßt (Kartoffel), erfährt die Wasseraufnahme in diesem Punkt eine minimale Förderung, die Wasserabgabe eine minimale Hemmung. (Nur bei Bestimmungen nach der gravimetrischen Methode.)

3. Verschiedene Andeutungen sprechen dafür, daß in solchen Fällen dieser Punkt sich durch eine Übereinstimmung der Außen-c_H mit der Innen-c_H auszeichnet.

4. Die Wasserabgabe scheint ganz verschieden beeinflußt zu werden, je nachdem ob der Protoplast noch der Zellulosewand anliegt oder nicht.

5. Irgendwelche Schlüsse über die Wirkung der c_H auf die Wasserpermeabilität des Protoplasten lassen sich vorläufig aus den gravimetrischen Bestimmungen der Wasseraufnahme und -abgabe pflanzlicher Gewebe nicht ziehen.

Entsprechend den hier skizzierten Punkten muß die Untersuchung weiter fortgeführt werden. Auf das unterschiedliche Verhalten der einzelnen untersuchten Objekte schon näher einzugehen, halte ich für ebenso verfrüht wie irgendwelche theoretischen Schlußfolgerungen aufzustellen. Es sollte nur dargelegt werden, daß die mit der gravimetrischen Methode erhaltenen Ergebnisse keine zuverlässigen Aussagen über die Wasserpermeabilität des Protoplasten zulassen.

So steht die an einigen Objekten gefundene entgegengesetzte Wirkung der c_H auf die Wasseraufnahme und -abgabe im Widerspruch zu den plasmolytischen Befunden von L. und M. Brauner (1943b). Diese Autoren fanden abweichend von Seemann (1950) und den in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten plasmolytisch erhaltenen Ergebnissen zwar auch eine entgegengesetzte Wirkung, aber gerade in umgekehrter Richtung. Nach L. und M. Brauner wird die Wasserabgabe (Plasmolyse) im kritischen p_H-Bereich gefördert und die Wasseraufnahme (Deplasmolyse) gehemmt. In meinen gravimetrischen Bestimmungen wird aber im entsprechenden Bereich die Wasserabgabe gehemmt und im Einklang mit den gravimetrischen Befunden von L. und M. Brauner die

Wasseraufnahme gefördert. Dagegen stehen meine gravimetrisch erhaltenen Ergebnisse mit den von KACZMAREK (1929) plasmolytisch gefundenen im Einklang.

Aber auch die in der Literatur zu findenden, auf der plasmolytischen Methode beruhenden Angaben über die Wasserpermeabilität sind untereinander derartig widersprechend, daß erst eine eingehende kritische Untersuchung klären muß, wieweit auch mit dieser Methode wirklich nur die Wasserpermeabilität gefaßt wird. Einige der Widersprüche könnten vielleicht in der jahreszeitlichen Änderung der Wasserpermeabilität, wie sie neuerdings LOEVEN (1951) an *Allium*-Epidermen feststellte, eine Klärung finden. Der große Nachteil der plasmolytischen Methode liegt aber vor allem in dem abnormalen Zustand, in dem die Zellen zur Untersuchung kommen.

Besonders die c_H wird auf so viele Punkte wirken, daß wir bei der Untersuchung mit engeren p_H-Intervallen mit beiden Methoden mehrgipfelige Kurven erhalten werden. Die Kurven III und IV in Abb. 9 deuten schon kompliziertere Verhältnisse an. Solche finden wir vor allem auch in den von HERTEL (1939) gegebenen Darstellungen über den Einfluß der c_H auf die mit der „vereinfachten Methode der Saugkraftbestimmung" nach URSPRUNG erhaltenen Ergebnisse und über die Wirkung der c_H auf die plasmometrische Bestimmung des osmotischen Wertes von *Salvinia*-Blattzellen. Allerdings konnten URSPRUNG und BLUM (1947) bei einer Nachuntersuchung die Befunde von HERTEL nicht bestätigen: „Ein p_H-Einfluß war weder für die Saugkraft- noch für die Grenzplasmolyse-Messungen nachweisbar" (S. 500)[1]. Auch in meinen Versuchen erhielt ich häufig mehrgipflige Kurven, von deren Veröffentlichung aber vorläufig abgesehen worden ist, da der ganze Komplex noch zu undurchsichtig ist. Wir müssen annehmen, daß die c_H der Außenlösung auf den Quellungsgrad der Zellulosemembran und des Protoplasten wirkt und daß sie die von den isoelektrischen Punkten der Zellwand, des Plasmalemmas, des Binnenplasmas, des Tonoplasten und der c_H des Zellsaftes bedingten elektrischen Potentialdifferenzen und damit auch letzten Endes die Wasserpermeabilität beeinflußt, aber die gefundenen Ergebnisse nur auf einen dieser Faktoren zurückzuführen, ist wohl unzulässig.

Im Zusammenhang mit dem p_H-abhängigen Minimum der Wasserabgabe bei einigen Objekten ist es noch von Interesse, daß nach HÄRTEL (1947) Gelatine in Verdunstungsversuchen ebenfalls ein p_H-abhängiges Minimum der Wasserabgabe aufweist, das mit dem IEP der Gelatine zusammenfällt.

[1] Herrn Professor RENNER (München) danke ich vielmals für den Hinweis auf die Arbeit von URSPRUNG und BLUM und für die Ermöglichung einer Einsichtnahme.

Zusammenfassung.

1. Auf plasmolytischem Wege wird an Oberepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* der Einfluß des p_H auf die Wasseraufnahme und -abgabe untersucht. Im Gegensatz zu L. und M. Brauner und im Einklang mit Seemann findet in einem kritischen p_H-Bereich — in den vorliegenden Untersuchungen bei p_H 6,5—7,0 — eine gleichsinnige, allerdings nur minimale Förderung der Plasmolyse wie der Deplasmolyse statt.

2. Es kann der Nachweis erbracht werden, daß bei Untersuchungen des Einflusses der c_H auf die Wasseraufnahme und -abgabe — sei es mit der plasmolytischen oder mit der gravimetrischen Methode — der durch die zugefügten Puffersubstanzen bedingte osmotische Druck der einzelnen p_H-Stufen berücksichtigt werden muß.

3. Gegenüber der osmotischen Wirkung selbst stark verdünnter Puffergemische ist der Einfluß der c_H geringfügig und läßt sich nur bei einer sehr großen Versuchszahl fassen.

4. Gravimetrische Bestimmungen der Wasseraufnahme und -abgabe in Abhängigkeit vom p_H der Außenlösung ergeben für Gewebe aus der Kartoffelknolle (p_H des Preßsaftes $\sim$6,3) zwischen p_H 6,0 und 6,5 für die Wasserabgabe ein Minimum und für die Aufnahme im Einklang mit Untersuchungen von L. und M. Brauner ein Maximum.

5. Gewebe aus dem Blattstiel des Rhabarbers (p_H des Preßsaftes $\sim$3,2) zeigt bei p_H 3,2 ein Minimum der Wasserabgabe. In reinen Phosphatpufferlösungen erfolgt dagegen nur über p_H 4,3 eine mit fallender c_H steigende Wasseraufnahme und unter p_H 4,3 eine mit steigender c_H zunehmende Wasserabgabe.

6. Die mit Kartoffel- und Rhabarbergewebe erhaltenen Versuchsergebnisse deuten darauf hin, daß sich vor allem bei der Wasserabgabe ein Minimum einstellt, wenn c_H des Außenmediums und c_H des Zellsaftes übereinstimmen.

7. Blattgewebe von *Bryophyllum daigremontianum*, morgens (p_H des Preßsaftes $\sim$4,0) und abends (p_H des Preßsaftes $\sim$5,3) untersucht, läßt dagegen keine Beziehungen der Maxima und Minima zum p_H des Zellsaftes erkennen. Ebensowenig sind hier — vor allem für die Wasserabgabe in Beziehung zum Außen-p_H — einfache Gesetzmäßigkeiten abzuleiten.

8. Der Einfluß der Außen-c_H auf die Wasseraufnahme und -abgabe scheint verschieden zu sein, je nachdem, ob der Protoplast noch der Zellulosewand anliegt oder nicht. Auch die Größe des osmotischen Potentialsprunges Außen/Innen kann hierbei eine Rolle spielen.

9. Die Wirkung der c_H und auch anderer Faktoren auf das pflanzliche Gewebe dürfte so verschiedener Art sein, daß es äußerst fraglich erscheint, ob man aus gravimetrischen Messungen der Wasseraufnahme

und -abgabe Rückschlüsse auf die Wasserpermeabilität des Protoplasten ziehen kann.

10. Auch die in der Literatur enthaltenen auf die plasmolytische Methode sich stützenden Angaben über die Wasserpermeabilität sind derart widersprechend, daß äußerste Vorsicht in der Beurteilung der Ergebnisse angebracht erscheint.

11. Die erhaltenen Befunde sind im ganzen betrachtet so komplexer Natur, daß sie noch keine einigermaßen begründeten theoretischen Schlußfolgerungen allgemeiner Art zulassen.

Literatur.

Berg, H. v.: Planta (Berl.) **9**, 105 (1929). — Bonner, J.: Protoplasma (Berl.) **21**, 406 (1934). — Bonte, H.: Protoplasma (Berl.) **22**, 209 (1934). — Brauner, L.: Jubiläumsbd. Naturwiss. Fak. Univ. Istanbul, S. 113, 1943a. — Brauner, L. u. M.: Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul 8, 264 (1943b). — Bünning, E.: Z. Bot. **37**. 433 (1942). — Czaja, A. Th.: Ber. dtsch. bot. Ges. **53**, 221 (1935). — Derry, E., Protoplasma (Berl.) 8, 1 (1929). — Drawert, H.: Flora (Jena) **132**, 91 (1937). Planta (Berl.) **35**, 579 (1948a). — Z. Naturforsch. **3**b, 111 (1948b); **6**b, 141 (1951a). — Protoplasma (Berl.) **40**, 85 (1951b). — Haan, Iz. de: Rec. Trav. bot. néerl. **30**, 234 (1933). — Protoplasma (Berl.) **24**, 186 (1935). — Härtel, O.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturwiss. Kl., Abt. I **156**, 57 (1947). — Hasman, M.: Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul 8, 167 (1943). — Hertel, W.: Flora (Jena) **133**, 143 (1939). — Höfler, K.: Jb. Bot. **73**, 300 (1930). — Protoplasma (Berl.) **12**, 564 (1931); **39**, 677 (1950). — Huber, B., u. K. Höfler: Jb. Bot. **73**, 351 (1930). — Kaczmarek, A.: Protoplasma (Berl.) **6**, 209 (1929). — Levitt, J., G. W. Scarth u. R. D. Gibbs: Protoplasma (Berl.) **26**, 237 (1936). — Loeven, W. A.: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch., Ser. C **54**, 411 (1951). — Myers, G. M. P.: J. of Exper. Bot. **2**, 129 (1951). — Pekarek, J.: Planta (Berl.) **21**, 419 (1934). — Pfeiffer, H.: Protoplasma (Berl.) **14**, 83 (1932). — Scarth, G. W.: Proc. Internat. Congr. Plant. Sci. **2**, 1151 (1929). — Seemann, F.: Protoplasma (Berl.) **39**, 147 (1950). — Small, J., u. K. M. Maxwell: Protoplasma (Berl.) **32**, 272 (1939). — Stiles, W., and J. Jörgensen: Ann. of Bot. **31**, 415 (1917). — Strugger, S.: Jb. Bot. **79**, 406 (1934). — Ulehla, V.: Protoplasma (Berl.) **3**, 469 (1928). — Vries, H. de: Jb. Bot. **16**, 465 (1885). — Weber, F.: Protoplasma (Berl.) **5**, 622 (1928).

Prof. Dr. H. Drawert, Berlin-Dahlem,
Botanisches Institut der Freien Universität.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Allgemeine Physiologie

Von **Albrecht Bethe,** Professor emeritus an der Universität Frankfurt a. M.
Mit 159 Abbildungen. VI, 294 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 29.70

Inhaltsübersicht: Definition des Organismus. — Die allgemeinen Grundzüge des Stoffabbaus und der Energieproduktion. — Der Gewinn verwertbarer Energie und der Kreislauf der lebenswichtigsten Elemente in der Natur. — Die Lebensbedingungen. — Das Prinzip der Arbeitsteilung, primitivste Lebewesen, freilebende Zellen, Zellkolonie, Zellenstaat und „Individuenstaat". — Allgemeine Eigenschaften der Protoplasten. — Das Süßwasser, die Körperflüssigkeiten und der Mineralbestand der Zellen. — Die Abhängigkeit einiger Fermente vom p_H. — Die Zweckmäßigkeitslehre oder Teleologie. — Energiewandlungen und Energieäußerungen. — Reizeffekte und Automatie. — Mechanische Leistungen. — Allgemeine Physiologie der Bewegungen und ihrer Mittel. — Muskeln. — Vermittler zwischen den Teilen eines Organismus. — Automatie, Rhythmik und Periodik. — Sachverzeichnis.

Dies ist kein Lehrbuch in dem üblichen Sinne; es stellt etwas ganz Neues dar. Es soll dem Medizinstudenten einen Überblick über das ganze Geschehen in der belebten Natur geben und bildet also eine Ergänzung zu den Lehrbüchern der „Physiologie des Menschen". Es richtet sich nicht nur an junge Mediziner, die über die Grenzen ihres zukünftigen Berufs hinausschauen wollen, sondern auch an Naturwissenschaftler, soweit sie ein Interesse an der belebten Natur nehmen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Pflanzensoziologie

Grundzüge der Vegetationskunde. Von Professor Dr. **J. Braun-Blanquet,** Leiter der Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, Montpellier. Zweite, umgearbeitete und vermehrte Auflage. Mit 350 Textabbildungen. XI, 631 Seiten. 1951. DM 63.—; Ganzleinen DM 67.20

Seit dem Erscheinen der längst vergriffenen ersten Auflage dieses Buches vor 23 Jahren ist die Pflanzensoziologie zu einem selbständigen Wissenschaftszweig geworden, dessen Bedeutung auch für zahlreiche praktische Belange, wie Naturschutz, Wiesen-, Weide-, Moor-, Forst-, Wasserwirtschaft, Bodenbearbeitung usw. heute außer Frage steht. Die Pflanzensoziologie untersucht die Beziehung der Pflanzenverbände zu Klima, Boden und Wirtschaft. Sie gestattet Voraussagen auf weite Sicht und lehrt die Fehler jahrtausendealter menschlicher Raubwirtschaft erkennen, heilen und auch vermeiden. Der Verfasser, langjähriger Leiter der „Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine" in Montpellier und schon zur Zeit der ersten Auflage ein Pflanzengeograph und Systematiker von Ruf, hat an der Entwicklung dieses Forschungszweiges einen hervorragenden Anteil. Viele seiner Ideen sind Allgemeingut geworden. Er ist daher wie kein zweiter berufen, eine moderne Darstellung des Gesamtgebietes der Pflanzensoziologie zu geben. Diese liegt nunmehr in Form einer wesentlich umgearbeiteten und vermehrten Auflage seines Werkes vor.

Elemente der Botanik

Eine Anleitung zum Studium der Pflanze durch Beobachtungen und Versuche an Crepis capillaris (L) Wallr. Von Professor Dr. **E. Heitz,** Basel. Mit 107 Originalabbildungen. VIII, 158 Seiten. 1950. Steif geheftet DM 19.—; Halbleinen DM 21.50

Aus den Besprechungen: ... Wer erwarten sollte, hier die Grundlagen der Botanik in lehrbuchmäßiger Form auf ein Unkraut angewendet zu finden, wird ebenso angenehm enttäuscht sein wie jeder, der dieses einzigartige Buch aufschlägt: Statt der bekannten, wenn auch klassischen Bilder — lauter Originale von erstaunlicher, oft verblüffender Einprägsamkeit; statt der üblichen Einteilung — eine der untersuchten Pflanze vollendet angepaßte, organische Stoffgliederung; statt der strengen Beziehung auf die Teilgebiete der Botanik — ein umfassendes Gesamtbild mit Ausblicken, Querverbindungen und ungezählten neuen Beobachtungen. Eine „Anleitung zum Selbststudium"? Weit mehr: das moderne, anregende Kursusbuch der Botanik! „Phyton", Graz

Praktikum der Pflanzenanatomie

Von Professor Dr. **R. Biebl,** Wien und Dr. **H. Germ,** Wien. Mit 261 Textabbildungen. VI, 220 Seiten. 1950. Steif geheftet DM 19.50; Ganzleinen DM 22.50

Aus den Besprechungen: ... In Stoffauswahl und im Aufbau folgt das Praktikum der von Wiesner und Molisch begründeten und von der Wiener Schule eifrig gepflegten Tradition, doch wurde die Zahl der Objekte wesentlich vergrößert, so daß in der Regel eine entsprechende Auswahl unter mehreren Objekten geboten wird. Besonders hervorzuheben ist die große Anzahl von Abbildungen, die sämtlich nach Originalzeichnungen neu klischiert sind. Ihre Technik ist derart, daß sie dem Studierenden oft direkt als Vorlage dienen können und so dem Anfänger die stets auftretenden Schwierigkeiten bei der Darstellung des Geschauten überwinden helfen. „Protoplasma", Wien

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Diesem Heft liegen zwei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.